DIE EMBRYONALE METAMORPHOSE DER PHYSIOGNOMIE UND DER MUNDHÖHLE DES KATZENKOPFES

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER FRIEDRICH-ALEXANDERS-
UNIVERSITÄT ERLANGEN

VORGELEGT

VON

ERNST HEINRICH POHLMANN
APPROB. ZAHNARZTE AUS GEHLENBECK

ACAD. DENTAL. BIBL.

TAG DER MÜNDLICHEN PRÜFUNG: 2. FEBRUAR 1910

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1910

17

(Sonderdruck aus dem »Morpholog. Jahrbuch.« Bd. XLI. Heft 4. 1910.)

Als mir Anfang November 1908 Professor A. Fleischmann den Rat gab, die Entwicklungsgeschichte des Gesichtes und die Natur der sog. Gesichtsfortsätze einer neuen Bearbeitung zu unterziehen, hegte ich geheime Zweifel, ob ich auf diesem Gebiete neue Resultate finden könnte, wußte ich doch sowohl aus meiner früheren Studienzeit als aus der Praxis, wie einleuchtend die herrschende Ansicht klingt, und welch kräftige Beweise dieselbe in den Mißbildungen des Gesichtes hat. Ermutigt durch die Zuversicht meines hochverehrten Lehrers, wagte ich mich an die Prüfung der fast zu einem Dogma erhobenen Lehre. Seinen Fingerzeigen verdanke ich, daß es mir gelungen ist, die verwickelten, in der Literatur niedergelegten Ansichten übersichtlich zu ordnen und aus den Präparaten neue Gesichtspunkte abzulesen. Den Dank für die Anleitung, kritisch wissenschaftlich zu arbeiten, und für die aufopfernde Unterstützung, die mir mein hochverehrter Lehrer bei der Ausführung der Arbeit zuteil werden ließ, möchte ich ihm hier ehrerbietigst aussprechen.

Auch Herrn Professor Dr. E. Zander sage ich für seine liebenswürdige Beihilfe bei den photographischen Aufnahmen meinen wärmsten Dank.

Da bisher die Entwicklung des menschlichen Gesichtes das Lieblingsthema der Forscher gebildet hatte, empfahl mir Professor

Dr. Fleischmann die Katze als Untersuchungsobjekt, weil bei diesem Haustiere die Schnauze am wenigsten lang und der Vergleich mit dem menschlichen Gesicht am ehesten möglich ist. Auf seinen Rat habe ich mich bemüht, exakte Rekonstruktionsmodelle der wichtigsten Stadien herzustellen, an denen man leicht die Entwicklung ohne erläuternden Text abzulesen vermag.

Von den nach bekannten Methoden konservierten und gefärbten Katzenembryonen habe ich mehr als 100 in Serien zerlegt und zwar in Querschnitte: 25 Stück unter 8 mm Sstl., 65 Stück von 8—20 mm Sstl., 12 Stück über 20 mm, in Sagittalschnitte: 4 Stück unter 8 mm, 15 Stück von 8—30 mm. Die größte Sorgfalt habe ich der guten Orientierung der eingebetteten Objekte auf dem Mikrotom geschenkt, welche jedesmal mit einer Definierebene versehen wurden. Nach genauem Studium der Serien wählte ich die passenden Entwicklungsstadien zum Modellieren aus. Aus den Schnittbildern habe ich die Ectodermhülle samt der Epithelschicht von Mund- und Nasenhöhle isoliert mit dem Edingerschen Zeichenapparate gezeichnet und in Wachs ausgeschnitten, so daß die fertige Rekonstruktion eine Hohlmaske des Gesichtes bzw. der Vorder- und Seitenflächen des Kopfes darstellte. Nur so war es mir möglich, die Formeigenschaften der Physiognomie, sowie der Mund- und Nasenhöhle von außen und innen zu studieren und die Frage nach der Existenz und Verwachsung der Gesichtsfortsätze, welche in der pathologischen und chirurgischen Literatur immer noch eine große Rolle spielen, zu klären.

Außer 15 ganzen Kopfmodellen vom kleinsten Embryo bis zu 22 mm Sstl. stellte ich 7 Teilmodelle her, die mir ein genaues Bild über die Entwicklung der Nase und der Mundhöhle geben sollten. Die ganzen Modelle wurden bei 50 und 100facher Vergrößerung, die Teilmodelle bei 100facher, nur eines bei 70facher Vergrößerung hergestellt. Davon wurden in Holz geschnitzt und der Sammlung des zoologischen Institutes zu Erlangen einverleibt die Gesichtsmodelle der kleinen Embryonen (Taf. I, Fig. 1, 2) bei 50- und 100facher Vergrößerung, ferner die Gesichtsmodelle

des Embryos 8 mm Sstl. (Taf. I, Fig. 3)
- - 10 - - (Taf. I, Fig. 4)
- - 11 - - (Taf. I, Fig. 5)
- - 12 - - (Taf. I, Fig. 6)
- - 22 - - (Taf. I, Fig. 7) in 50facher Vergrößerung.

Nach einem historischen Abrisse über die Wandlung der An-

sichten von der Gesichtsentwicklung schildere ich zunächst das Außenrelief der Modelle und die Entstehung der Nasenschläuche. Hierauf folgt die Beschreibung der Mundhöhle und ihrer Gaumenmetamorphose. Ich berücksichtige dabei hauptsächlich die Vorgänge im Ectoderm und behandle das Mesoderm als Füllmasse, welche die Zwischenräume zwischen den Epithelwänden des Modells ausfüllt und durch ihre Wachstumsenergie die Umgestaltungen im Ectoderm korrelativ begleitet.

I. Die Entwicklung des Gesichtes.

1. Die herrschende Lehre.

Die heute herrschende Lehre über die Entwicklung des Gesichts, der Mund- und Nasenhöhle reicht zurück bis an den Beginn des 19. Jahrhunderts, also in eine Zeit, wo alle technischen und optischen Hilfsmittel zur ausreichenden Beobachtung der winzig kleinen Embryonen fehlten und man auf indirektem Wege, nämlich durch die Teratologie, das Verständnis des normalen Entwicklungsganges nach der bekannten Formel zu gewinnen glaubte: die Mißgeburten seien durch Bildungshemmung des normalen Verlaufes entstanden, vorübergehende embryonale Stadien seien in ihnen dauernd festgehalten. Obwohl die Angaben der damaligen, mit so beschränkten Hilfsmitteln forschenden Gelehrten wegen der unzureichenden Methodik längst hätten antiquiert sein sollen, haben sie sich im Gegenteil zu Dogmen entwickelt und ein Jahrhundert lang den Fortschritt der Erkenntnis verzögert.

Soweit mir bekannt ist, hat J. F. Meckel zuerst davon gesprochen, daß bei menschlichen Embryonen der 7. Schwangerschaftswoche eine weite gemeinschaftliche Nasen- und Mundhöhle vorhanden sei, deren oberer Rand ohne Grenze in die vordere Gesichtsfläche übergehe. Die Nasenhöhle soll unten durch zwei auf die vordere Gesichtsfläche reichende Spalten offen sein. Später lege sich die Haut als Ober- und Unterlippe vor die Mundhöhle und verwachse in der Mitte. Ebenso wachsen die Gaumenteile des Oberkiefers und der Gaumenbeine allmählich bis zur Nasenscheidewand.

(16, 1. Bd. S. 72, 73, 74, 80: Tab. V. Fig. X u. XI.) Der Mund nimmt als breiter Spalt die ganze Breite der Gesichtsfläche ein. Die gemeinschaftliche Nasen- und Mundhöhle liegt in ihrem vorderen Teil offen dar und biegt sich allmählich in die Gesichtsfläche auf. Ganz deutlich sieht man am unteren Teile der Gesichtsfläche jeder Seite eine kleine, rundliche Öffnung, von welcher 2 Spalten sich wegbegeben. Die eine ist kleiner und läuft nach außen, die

andre weit längere läuft schräg nach unten und innen und wird bald von dem etwas aufwärtsragenden unteren Mundrande bedeckt. Die Längsspalten beider Seiten erreichen einander nicht, etwas hinter ihrem hinteren Ende befindet sich eine kleine Queröffnung, zu welcher sie früher vielleicht ganz gelangten. Jene weitere vordere rundliche Öffnung ist von einer Art von Deckel angefüllt, doch sieht man deutlich einen Raum zwischen beiden. Die zuletzt beschriebene Gegend ist deutlich die innere Nase, die Scheidewand noch im Verhältnis zur Höhe jeder Seite sehr breit, was mit der noch ganz seitlichen Lage der Augen, der ungeheuren Weite des Mundes, der großen Breite und geringen Länge aller Teile zusammenfällt[1]. Vom Gaumenfortsatz des Oberkiefers, der später Nasen- und Mundhöhle trennt, findet sich noch keine Spur, und daher sind beide durchaus noch eine Höhle. Bei einem andern Fetus hat die Mundhöhle ihre Gestalt beträchtlich verändert. Die vordere Gesichtsfläche, die früher schräg in die obere Wand der gemeinschaftlichen Mund- und Nasenhöhle überlief, geht jetzt in dieselbe mehr unter einem rechten Winkel über, weil der Oberkiefer mehr nach unten gewachsen ist und daher den Mund von oben mehr verschließt.

Darum reichen auch die Spalten, welche die nach unten noch offenen Nasenhöhlen darstellen, nicht mehr bis in die vordere Gesichtsfläche, sondern haben sich ganz in die Nasen- und Mundhöhle zurückgezogen, deren vorderen Rand sie nicht einmal mehr erreichen. Ihre Gestalt ist so verändert, daß man keinen vorderen runden, durch ein Knöpfchen verschlossenen Teil mehr wahrnimmt, sondern daß sie etwas nach außen gebogen mehr zugespitzt werden.

Vier Jahre später benützte MECKEL seine unzureichenden embryologischen Beobachtungen zur Erklärung der Hasenscharte und des Wolfsrachens. (16a, S. 522—526.)

Aus den früheren Beschreibungen der Embryonen ergibt es sich, daß anfänglich der Gaumen noch gar nicht gebildet ist, und daß die Spalten, wodurch die sehr weite Nasenscheidewand von dem Oberkiefer getrennt wird, sich bis auf die vordere Gesichtsfläche bis zur Gegend der Nase, die aber nicht existiert, erstrecken. Dieser Zustand geht dem voran, wo sich von beiden Seiten her die Haut als Ober- und Unterlippe vor die Mundhöhle gelegt hat, aber noch nicht von beiden Seiten zusammengetreten ist, sondern wenigstens die Oberlippe durch eine einfache mittlere Längenspalte geteilt wird. Ebenso wachsen auch die Gaumenteile des Oberkiefers und der Gaumenbeine zuerst in ihrem vorderen, dann in ihrem hinteren Teile allmählich bis zur Nasenscheidewand.

Der doppelte Wolfsrachen und die doppelte Hasenscharte sind Hemmungen, die an den frühesten Zustand dieser Teile erinnern. Die Hasenscharte erkannte schon HARVEY als ein Stehenbleiben auf einer früheren Bildungsstufe. Für den Wolfsrachen hat AUTENRIETH dasselbe dargetan.

Zwanzig Jahre später machte K. E. VON BAER bestimmte Angaben über die Entwicklung der Nasenhöhle des Hühnchens. Ich gebe einen ausführlichen Auszug seiner Darstellung, weil dieselbe während der folgenden 80 Jahre alle Untersucher beeinflußt und die embryologischen Lehrbücher unbedingt beherrscht hat.

(3, II. Bd., S. 123). Beide Oberkieferhälften und die Seitenwülste des Stirnfortsatzes wachsen unterhalb der Nasengruben zusammen: nach hinten

[1] Gerade das Gegenteil dieser Behauptungen trifft tatsächlich zu.

zu verbinden sie sich mit den entsprechenden Teilen der anderen Seite zu einer Wand, dem Gaumen. So werden die Nasenhöhlen von der Mundhöhle abgeschieden. Die Nasenhöhlen sind anfangs sehr kurz, werden aber durch Verlängerung des Gaumens allmählich länger. Ihr hinterer Ausgang reicht aber nicht viel über die Mitte der gesamten Decke der Mund- und Nasenhöhle hinaus.

(3, S. 78, 87, 106, 122, 123). Am 4. Tage bildet sich in der verdickten Schädelmasse ein längliches Nasengrübchen mit wulstigem Rande, das eigentliche Riechorgan. Am 5. Tage werden die ziemlich dicht zusammenliegenden Nasengruben weit tiefer und durch den vorspringenden Stirnfortsatz mehr getrennt. Am 6. Tage nimmt die Nasengrube an Tiefe zu. Indem der Oberkiefer mit dünner Spitze den Stirnfortsatz erreicht, bleibt zwischen beiden eine Lücke, der Nasengang, der nach außen als äußere Nasenöffnung mündet, mit dem anderen Ende in die Mundhöhle geht. Dieser Gang ist kurz, indem er fast senkrecht hinabsteigt; denn die Einsenkung des Nasenganges in die Mundhöhle ist ganz dicht hinter der Schnabelspitze wie bei Amphibien. Der ganze Nasengang geht unter der Nasengrube weg, welche nur von oben in den Nasengang einmündet. Das Riechorgan hat sich also früher gebildet, als der für die Atmung bestimmte Luftkanal.

In den nächsten Tagen (8.—10.d) stellt sich der Nasengang allmählich mehr horizontal teils, indem der Schnabel mehr hervortritt, aber auch dadurch, daß der Oberkiefer, nachdem er den Stirnfortsatz erreicht hat, nach innen sich gegen den benachbarten ausdehnt und nach hinten zu immer mehr mit ihm verwächst wobei sich zugleich die Nasenscheidewand bildet. Dadurch werden also die Gaumenbögen geformt. Vorn stoßen sie aneinander, nach hinten werden sie durch einen Schlitz getrennt. In diesen Schlitz laufen die Nasengänge aus.

H. Rathke veröffentlichte 1832 ergänzende Beobachtungen über die Gesichtsbildung der Säugetiere (21 S. 95).

Bei sehr jungen Schafembryonen besteht die vordere Gesichtsfläche fast nur allein aus der künftigen Stirn. Am unteren Ende der Gesichtsfläche befinden sich zwei sehr kleine flache, rundliche, weitauseinanderliegende Nasengruben, welche an die Mundspalte angrenzen. Die Gruben werden bald tiefer, weil die Gesichtswand in ihrer Nähe etwas dicker wird. Nasen- und Mundhöhle sind eine Zeitlang nicht voneinander geschieden. Aus der Stirnwand wächst der Stirnnasenfortsatz hervor. Er dient als Grundlage für die knorpelige Scheidewand der Nase, den Vomer, die Scheidewand des Siebbeins und die Zwischenkiefer.

Die Oberkiefer wachsen nach Art der Extremitäten aus den Seitenwänden des Schädels hervor. Sie krümmen sich gegen die seitlichen Vorsprünge des Stirnnasenfortsatzes und verwachsen endlich mit demselben. Durch die Verwachsung der drei Fortsätze wird über die Öffnung der Nasengruben ein Bogen gespannt, welcher die Öffnung in zwei Hälften teilt: eine obere, das künftige Nasenloch, und eine untere, welche gegen die Mundhöhle gekehrt ist. Mit dem

Wachstum der drei Fortsätze wird die Nasenhöhle in die Länge vergrößert.

Zum Beweise seiner Angaben bildet RATHKE (21, Taf. VII, Fig. 3—6) das Gesicht mehrerer Schafembryonen bei vierfacher Vergrößerung ab. Ich gebe zwei Figuren (Fig. 1, 2) aus KÖLLIKERS Lehrbuch vom Jahre 1879 wieder, welche ungefähr dasselbe illustrieren.

Die Lehre, daß bei der Bildung des Gesichtes paarige, den Extremitätenanlagen vergleichbare Fortsätze miteinander verschmelzen, gewann damals eine große innere Wahrscheinlichkeit durch die Entdeckung der Kiementafeln von H. RATHKE, welcher

Fig. 1.

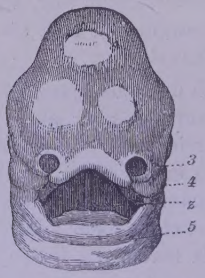


Fig. 2.

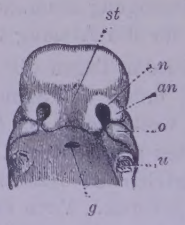


Fig. 1. Kopf eines menschlichen Embryos von 5 Wochen nach COSTE. *3* linker äußerer Nasenfortsatz; *4* Oberkieferfortsatz; *5* primitiver Unterkiefer; *z* Zunge.

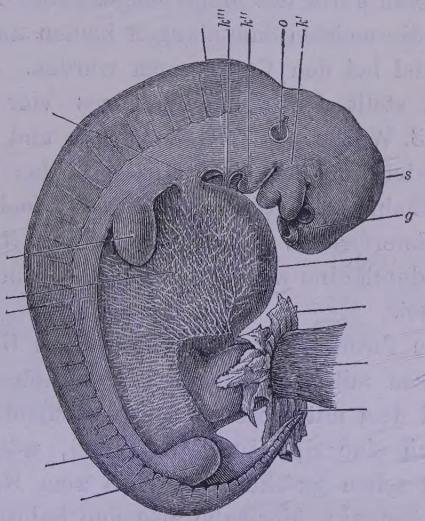
Fig. 2. Kopf eines 6 Wochen alten menschlichen Embryos nach KÖLLIKER. *an* äußerer Nasenfortsatz; *g* Hypophyse; *n* Nasengrube; *o* Oberkieferfortsatz des I. Kiemenbogens; *st* Stirnfortsatz *u* Stelle, wo der Unterkiefer saß.

1826 bei Hühnerembryonen des dritten und vierten Tages in der »langen und dicken Halsgegend« eine »weite Rachenhöhle« sah. Er hob ihre Ähnlichkeit mit der Kiemenhöhle der Haifische hervor, weil sie drei Spalten der Seitenwand zeige. Die Spalten durchsetzen (wie bei den Fischen) die dicke Halswand, so daß eigentlich drei plattgedrückte, von außen nach innen sich verkleinernde Halsseitenhöhlen an der Rachenhöhle hängen und diese mit den Spalten an der Außenfläche des Körpers verbinden. Zwischen den drei äußeren Spalten liegen zwei Tafeln, welche nach Lage, Stellung und Gestalt eine entfernte Ähnlichkeit mit Fischkiemen haben. Sie werden aber später den Kiemen erwachsener Fische nicht ähnlicher, sondern verschwinden in den folgenden Bebrütungstagen. Die Kiemenanlagen von *Blennius* erscheinen in früher Embryonalzeit ebenfalls als bogenförmig gekrümmte schmale Tafeln und haben eine große Ähnlichkeit mit den Tafeln am Halse des

Hühnchens, obwohl sie in größerer Zahl (5) vorhanden und dünner sind.

Rathke fürchtete daher keinen Fehlgriff zu tun, wenn er die Tafeln am Halse des Hühnchens für die Anlagen der Kiemen oder die auf einer der niedrigsten Stufen stehenden Durchgangsbildungen der Kiemen halte und behaupte, daß auch die Vögel mit Kiemen versehen sind, die aber in ihrer ersten Entwicklung schon wieder zugrunde gehen. Diese Befunde galten ihm als höchst wichtiger und auffälliger Beweis für die Richtigkeit des alten Harveyschen Satzes,

Fig. 3.



Embryo eines Rindes. Vergr. 5/1 nach Kölliker. *g* Geruchsgrübchen; *k* 1. Kiemenbogen mit dem Ober- und Unterkieferfortsatz; *k''* *k'''* 2. u. 3. Kiemenbogen; *o* Gehörbläschen; *s* Scheitelhöcker.

daß die höheren Wirbeltiere bei ihrer Entwicklung die niederen in sich aufnehmen.

Am 4. Bruttage bemerkte er dicht hinter dem Mund jederseits zwei dicke median verschmolzene Lappen, welche durch eine Querfurche an der unteren Fläche in zwei Abteilungen zerfallen. Aus dem vorderen Teile entstehe der Unterkiefer. Der hintere Teil bedecke die vorderste größte Halsspalte, ähnlich wie der Kiemendeckel die Kiemen der meisten Fische. Auch die Form dieses Teiles (mitten breit, oben und unten schmal) stimme mit dem Kiemendeckel der erwachsenen Fische überein.

Später fand Rathke (21 a) bei den Säugetierembryonen ebenfalls die lappenförmigen Tafeln und mehrere Spaltöffnungen (4),

welche durch die dicke Wand des Halses in die Rachenhöhle führen, und 1828 sah er die Spalten auch bei menschlichen Embryonen (Fig. 3).

Rathkes Angaben wurden gleich 1827 von Huschke unbedingt bestätigt und seit jener Zeit so oft aufs neue bekräftigt, daß heute kein Zweifel mehr erlaubt scheint.

Zur Popularisierung der sehr primitiven Ansichten über die Gesichtsentwicklung trugen die Zeichnungen menschlicher Embryonen von A. Ecker (6) und die unter dessen Aufsicht von Dr. A. Ziegler in Freiburg 1859 angefertigten Wachspräparate (Serie V., Die Entwicklung der äußeren Form des Menschengesichtes erläuternd) sehr viel bei, da sie in die meisten Sammlungen kamen und ein beliebtes Demonstrationsmittel bei den Vorlesungen wurden.

Das Modell I stellt das Kopfende eines vier Linien langen Embryos aus der 3. Woche mit 4 Kiemenbogen und der ersten Andeutung der Oberkieferfortsätze dar, Modell II das Kopfende eines 5,5 Linien langen Embryos, ungefähr aus der 6. Woche, an welchem der längere Oberkieferfortsatz den mittleren Stirnfortsatz noch nicht erreicht habe und durch eine wirkliche Spalte vom äußeren Stirnfortsatz getrennt sei.

Ecker bildete ferner den Kopf eines zirka 6 Linien langen Embryos ab, dessen mittlerer Stirnfortsatz rechterseits vom Oberkieferfortsatze und dem mit diesem schon verschmolzenen seitlichen Stirnfortsatze durch eine Spalte getrennt sei, während die linke Spalte sich unten schon geschlossen, oben zum Nasenloch umgewandelt habe, und bemerkt, hier habe also eine halbseitige Hemmung der Entwicklung stattgefunden.

Modell III des Kopfes eines 5 Linien langen Embryos aus der 5. Woche zeigt, daß der Oberkieferfortsatz sich an die Stirnfortsätze angelegt habe, während die Nasenspalte zwischen ihnen noch offen sei.

Ecker bildete (6 Taf. 26, Fig. 10) einen Embryo der sechsten Woche ab, dessen Oberkieferfortsatz schon größtenteils an die untere Schädelfläche angewachsen sei. Er verweist auch auf eine andre Figur (6 Taf. 27, Fig. 1) eines 5,75 Linien langen Embryos, dort sei die Furche, welche die Verbindung des Oberkieferfortsatzes mit dem seitlichen Stirnfortsatze bezeichnet, noch deutlich wahrzunehmen.

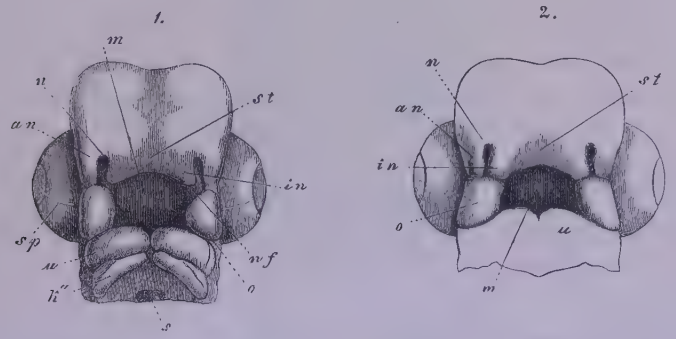
Das größte Wachsmodell IV stellt den Kopf eines 7,5 Linien langen Embryos dar, an dem die ehemalige Trennung des Ober-

kieferfortsatzes vom Zwischenkiefer und seitlichen Stirnfortsatz noch durch eine Furche angedeutet sei.

Die Anschaulichkeit der ZIEGLERschen Wachsmodelle machte auf alle späteren Forscher und die Verfasser von Lehrbüchern einen so nachhaltigen Eindruck, daß die damit bewiesene Lehre von der Gesichtsentwicklung, die im besten Einklange mit den Erfahrungen der Pathologen und Chirurgen stand, unbezweifelt sich 4 Jahrzehnte forterbte.

Nicht wenig wurde ihre Herrschaft durch den Beifall von A. KÖLLIKER (13) gestärkt, welcher auf Grund neuer Beobachtungen im Jahre 1860 die Angaben K. E. v. BAERS über die Nasenentwicklung des Hühnchens bestätigte. Er unterschied die primitiven

Fig. 4.



Köpfe von Hühnerembryonen vom Ende des 4. und Anfang des 5. Bruttages nach KÖLLIKER. *an* äußerer Nasenfortsatz; *in* innerer Nasenfortsatz; *k''* 2. Kiemenbogen; *m* Mundhöhle; *n* Nasengrube; *nf* Nasenfurche; *o* Oberkieferfortsatz; *s* Schlundhöhle; *sp* Chorioidalspalt; *st* Stirnfortsatz; *u* Unterkiefer.

Nasengruben (Fig. 4*n*), welche von einem als inneren (*in*) und äußeren (*an*) Nasenfortsatz wulstig hervortretenden Wall umgeben sind, und die oberflächlichen Nasenfurchen, welche zwischen dem Stirnfortsatz (*st*), äußeren Nasenfortsatz (*an*) und Oberkieferfortsatz (*o*) in die primitive Mundhöhle verlaufen. Aus den primitiven Nasengruben entwickeln sich die Labyrinthe des Geruchsorgans. Die Nasenfurchen aber werden zu kurzen, in die Mundhöhle ausmündenden primitiven Nasengängen, wenn der Oberkieferfortsatz mit dem inneren Nasenfortsatz verwachse (Fig. 4). Jeder Nasengang münde durch das hintere Nasenloch in den Nasenrachengang, welcher durch Bildung des Gaumens und der oberen Hälfte der ursprünglichen Mundhöhle entstehe. Später werde jeder Nasengang weiter und bilde schließlich mit dem Nasenrachengang zusammen den ganzen unteren Nasengang. Der Stirnfortsatz (*st*)

liefere das Nasenseptum samt den zugehörigen Deckknochen. Die äußeren Nasenfortsätze (*an*) liefern die Labyrinthe, die drei Muscheln und die Nasenflügel.

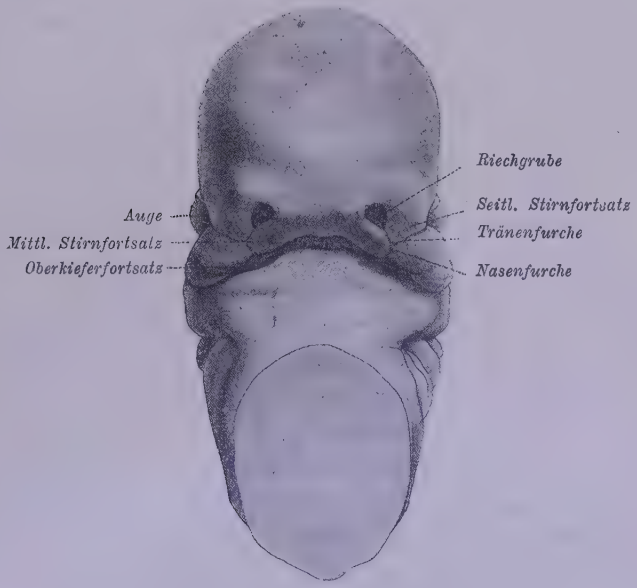
Der Tränengang entstehe als eine zwischen dem äußeren Nasenfortsatz und Kieferfortsatz, vom Auge zur Nasenfurche ziehende Rinne und werde durch Verwachsung der genannten Fortsätze in einen Kanal umgewandelt.

Im Jahre 1866 schilderte KOLLMANN (15) das äußere Relief des embryonalen Gesichtes in Wort und Bild. Bei seinem Bemühen, die durch die ZIEGLERschen Modelle veranlaßten fehlerhaften Ansichten zu korrigieren, verfiel er in eine karikaturenhafte Übertreibung der Gesichtsplastik: Der Stirnfortsatz hänge nicht, wie man nach den Modellen erwarten sollte, gleich einer Schürze abwärts, in der sich die Nasenlöcher wie ein paar Einschnitte finden, sondern stehe von der Stirn ungefähr in einem Winkel von 45° nach abwärts ab. Die nüsternartigen Nasenöffnungen seien von hohen vorstehenden Wülsten begrenzt. Jede der durch eine tiefe Furche getrennten Nüstern besitze einen äußeren kürzeren und inneren längeren Flügel. Die Furche werde tiefer und enger, endlich verwachsen die inneren, einander zugekehrten Nasenflügel und bilden das Septum narium. Die nicht zum Septum verwendeten Teile der inneren Nasenflügel wachsen nach unten als zwei sich verbreiternde Hautlappen aus, um sich median unter einander und durch seitliche Naht mit den Oberkieferfortsätzen zu vereinigen. Die Oberlippe rühre also nur vom Stirnfortsatz her und entstehe aus zwei Teilen, deren mittlere Naht am normalen Antlitz als Philtrum charakterisiert sei. Die Oberlippe allein bilde die obere Begrenzung der Mundspalte.

DURSY (5) hat 1869 eine sehr ausführliche Schilderung seiner Studien über die Entwicklung des Kopfes veröffentlicht. In seinem Bestreben, den Zusammenhang der frühen Embryonalanlagen mit den anatomischen Befunden am fertigen Kopfe zu erhellen, hat er die anatomische Terminologie zur Beschreibung des embryonalen Zustandes gebraucht und wesentlich dazu beigetragen, daß die auf durchaus unzureichender Beobachtung fußenden Ansichten der älteren Schule eine neue Bekräftigung gewannen. Mit der unverbesserten Methodik der alten Schule konnte DURSY am Ende der 60er Jahre in der Analyse junger Stadien keine wichtigen Entdeckungen machen, sondern bloß alte Täuschungen auffrischen. Auch er schreibt dem Stirnfortsatz die wesentliche Rolle bei der Gesichtsbildung zu. Er

sagt: vor dem Erscheinen der Riechgruben gehe die Stirnwand ohne Abgrenzung bogenförmig in die Schädelbasis über. Später entstehe der Stirnfortsatz, d. h. eine zur Bildung der Nase bestimmte Fortsetzung der Schädelbasis, sowie der vorderen und seitlichen Stirnwand. Durch mediane Verdünnung zerfalle derselbe in zwei Seitenhälften: die zwischen den Riechgruben gelegene Partie der Schädelbasis und der Stirnwand enthalte die paarige Anlage des mittleren Stirnfortsatzes, aus dem die Nasenscheidewand und die Zwischen-

Fig. 5.



Vorderansicht des Kopfes eines Hundeembryos (30^{d}). Nach O. Schultze. Vergr. 10/1.

kiefergegend des Gesichtes hervorgehe; die über und hinter den Riechgruben liegende Partie, die Stirnfortsatzwurzel enthalte die Anlage der beiden seitlichen Stirnfortsätze, welche die laterale Wand der primitiven Nasenhöhlen darstellen.

Die Riechgruben in der unteren Partie der seitlichen Stirnwand werden von einem bogenförmigen Saum oben umfaßt, bleiben aber unten frei und verlieren sich allmählich gegen die Mundspalte und Augennasenfurche.

Aus dem bogenförmigen Randsaum werde ein dicker Wulst und durch Höhenwachstum seines hinteren und oberen Abschnittes werde der obere und hintere Abschnitt der Riechgrube verdeckt. So ent-

stehe ein hoher, seitlich komprimierter Spaltraum als Anlage der Nasenhöhle, die somit hinten und oben geschlossen, unten und vorn dagegen offen sei. Die mediane Wand werde von der lateralen Schädelwand gebildet, die laterale Wand von dem in eine breite Platte ausgewachsenen, früheren hinteren Randsaume der Riechgrube oder seitlichen Stirnfortsatz (Reichert), welcher auf dem verlängerten Oberkieferfortsatz ruhe, aber von ihm durch die vom Auge zur Mundspalte schief absteigende Augennasenfurche geschieden sei. Der vordere Rand des seitlichen Stirnfortsatzes rücke nach vorn, verdecke schließlich die Riechgrube völlig und erreiche den vorderen Randwulst; er ziehe neben ihm zum vorderen Ende des Oberkieferfortsatzes herab.

Die Seitenflügel des mittleren Stirnfortsatzes umfassen die Nasenlöcher von unten und verbinden sich mit den Spitzen der Oberkieferfortsätze, nur eine äußere Furche deute noch die frühere Trennung an. So erhalten die anfangs in ihrer ganzen Länge unten offenen Nasenhöhlen einen über der Mundspalte liegenden Boden oder primitiven Gaumen, der an den Gaumen gewisser Tiere, z. B. der Eidechsen erinnere. Vor ihm entstehe das äußere Nasenloch, während hinter ihm eine offene Verbindung mit der Mundhöhle durch eine Längsspalte des Nasenhöhlenbodens = primitiver Gaumenspalt bestehe. Der mediane Teil des Stirnfortsatzes zwischen den primitiven Gaumenspalten sei der untere Rand der noch niedrigen Nasenscheidewand, seine Seitenteile seien die Seitenflügel der Nase..

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung verdicke sich die Basis des Hirnschädels, wachse in ihrer ganzen ursprünglichen Breite in die Mundhöhle hinab und stelle die unverhältnismäßig breite Anlage der Nasenscheidewand dar. Die beiden Nasenhöhlen rücken später mit den Augen herab und kommen unter den Schädel zu liegen. Die kleineren äußeren Nasenlöcher würden von einem breiten Wulst umfaßt, dessen laterale und obere Partie dem seitlichen, dessen mediale und untere Partie dem mittleren Stirnfortsatz angehören.

Der zwischen den beiden Gaumenplatten liegende Abschnitt der primitiven Mundhöhle werde von der Zunge völlig erfüllt. Wenn die Zunge sich von der Schädelbasis zurückziehe, werde der obere Abschnitt der primitiven Mundhöhle durch die mediane Verbindung der Gaumenplatten abgeschieden. Die beiden Gaumenplatten wachsen aus der Seitenwand der primitiven Mund- und Schlundkopfhöhle hervor und trennen die ursprünglich einfache Höhle in zwei übereinander liegende Abteilungen.

Der dadurch gewonnene Raum diene zur Vervollständigung der Regio respiratoria und zerfalle in einen hinteren unpaarigen Nasenrachengang und vorderen paarigen Abschnitt. Der von der Nasenscheidewand gebildete Anteil des primitiven Gaumens verwachse schließlich mit dem eigentlichen Gaumen.

Die allgemeinen Ansichten der nächstfolgenden Jahrzehnte werden am besten durch die Darstellung erläutert, welche C. Gegenbaur in seinem Lehrbuch der Anatomie 1883 (S. 433) über die genetischen Beziehungen von Mund- und Nasenhöhle gegeben hat.

Die Kopfdarmhöhle, welche auch als primitive Mundhöhle bezeichnet wird, sondert sich in zwei übereinanderliegende Räume, davon der untere die spätere, sekundäre Mundhöhle darstellt. Der obere, mit jener Sonderung gleichzeitig durch eine mittlere Scheidewand in zwei seitliche Hälften getrennt, repräsentiert die Nasenhöhle, nachdem in diesen Abschnitt zugleich die Riechorgane eingebettet wurden. Diese Scheidung setzt sich aber nicht durch den ganzen Raum der Kopfdarmhöhle fort, die hinterste Strecke bleibt ungetrennt, sie bildet den Pharynx.

Die Scheidung der primitiven Kopfdarmhöhle vollzieht sich erst bei den höheren Wirbeltieren. Bei Reptilien (Eidechsen, Schlangen) und Vögeln beginnt die Scheidung und ist bei Schildkröten zum Teile, vollständiger bei Krokodilen ausgeführt. Den Säugetieren kommt der Vorgang in früher Embryonalperiode zu. Seitlich und vorne wachsen leistenförmige Vorsprünge (Gaumenplatten) ein und treffen mit der von der Basis Cranii ausgehenden Nasenscheidewand median zusammen. Unvollständiger Vollzug dieses Vorganges läßt einen Defect als Gaumenspalte bestehen.

Auch W. His bewegte sich in der durch K. E. v. Baer und H. Rathke vorgezeichneten Bahn. Er hat innerhalb 17 Jahren (1885 bis 1902) dreimal die Entwicklung des Gesichtes und der Nase untersucht und durch das Gewicht seiner Autorität die alte Ansicht an der Wende des 20. Jahrhunderts nicht bloß neu gestärkt, sondern auch gegen die Angriffe, welche aus einer besseren Erkenntnis erwuchsen, mit Energie verteidigt. Man sieht an diesem Beispiele wieder einmal, wie schwer es ist, alte Gedanken, welchen der Vorzug einer 50jährigen Tradition zuteil geworden ist, zu verwerfen; denn objektiv betrachtet, stützt sich die Baer-Rathkesche Lehre gar nicht auf gründliche Beobachtungen, weil die geringe Lupenvergrößerung und der Mangel der Konservierungsmittel es jenen genialen Forschern unmöglich machte, das Detail so zu erkennen, daß sie darüber Klarheit hätten erlangen können. His befand sich in einer wesentlich günstigeren Position. Aber trotz der von ihm so gut ausgebildeten Rekonstruktionsmethoden und vieler Wachsmodelle blieb er in der alten Observanz und trat der von Hochstetter ange-

bahnten Reform ablehnend entgegen. Ich fasse den wesentlichen Inhalt seiner drei Abhandlungen (8, 8a, 8b) summarisch zusammen.

Bei jüngeren Embryonen zieht die Oberhautanlage, wie eine Haube (Stirnhaube), dicht über das Ende des Hirnrohres direkt in die Rachenhaut. Wenn das Gehirn auswächst, besonders wenn die Großhirnhemisphären sich emporwölben, erfährt die Stirnhaube eine entsprechende Ausdehnung. Sie hebt sich vom Gehirn stellenweise ab und bildet eine anfangs sehr breite, später verschmälerte blasenartige Sagittalfalte, die Schnauzenfalte. Ihr Mittelstück besteht aus einem, jede Nasengrube konvex überragenden und einem unteren konkaven Abschnitt. Gleichzeitig mit der Sagittalfalte tritt eine quere Falte zur Bildung der Nasenkante und Nasenspitze auf.

Jederseits von der Stirnhaube entstehen am Vorderkopfe 2 flache Nasenfelder, deren Boden muldenartig zu Riechgruben einsinkt. Sie scheiden sich in die Jacobsonschen und eigentlichen Nasen-Gruben. Die anfangs im Bereiche des Vorderhirns liegenden Riechgruben rücken bald nach vorn abwärts und verlassen den Hirnbereich. Indem sie in die Seitenwand der Sagittalfalte mit einbezogen sind, gleiten sie zunächst in schräger Richtung nach vorn und kommen durch das Schmälerwerden der Faltenbasis in einen geringeren Abstand voneinander zu liegen. Das geht mit einer doppelseitigen Faltenbildung im Gebiete des mittleren Stirnfortsatzes einher. Die Riechgruben zerfällen die Vorderfläche des Schnauzenfaltengebietes in die mittleren und seitlichen Stirnfortsätze (Fig. 5). Der laterale Schenkel des Randwulstes der Nasengrube leitet die Bildung des seitlichen Stirnfortsatzes ein. Der seitliche Stirnfortsatz schiebt sich jederseits über die lateralwärts offene Nasengrube und wandelt sie rasch in die lateralwärts geschlossenen Nasenhöhlen um, welche die Form zweier enger Spalten annehmen, die mit einem schrägen Schlitz nach vorn und unten sich öffnen. Der seitliche Stirnfortsatz geht in die Scheidewand der Nase über, welche durch Verschmälerung des mittleren Stirnfortsatzes gebildet ist. Der mittlere Stirnfortsatz ist ein sehr breiter Streifen mit niedrigen Seitenleisten (Lamina nasalis) und eingesunkenem Mittelstück (Area infranasalis). Über der Area infranasalis liegt die Anlage des Nasenrückens (Area triangularis). Jede Seitenleiste ist eine besondere Sagittalfalte und erscheint als Fortsetzung eines gewölbten Bogens, welcher am seitlichen Stirnfortsatz als späterer Nasenflügel beginnt und die Nasenöffnung von oben her medial als Randwulst der Nasenöffnung umgreift und die mediale Wand der Nasengrube bildet. Der Bogen läuft in

einen vorderen kugeligen Vorsprung (Processus globularis = innerer Nasenfortsatz KÖLLIKER) aus. Eine breite zur Nasenöffnung emporsteigende Furche trennt den Processus globularis vom Ende des Oberkieferfortsatzes. Später ist der Oberkieferfortsatz näher an den Processus globularis herangeschoben. Wenn der mittlere Stirnwulst auf den Höhepunkt seiner embryonalen Entwicklung gelangt ist (etwa im Beginn der 6. Woche), lassen sich an ihm drei Zonen unterscheiden, eine oberste Pars ethmoidalis, welche die beiden Nasenhöhlen überragt, eine mittlere Pars nasalis = Septum, die zwischen die beiden Höhlen eingeschoben ist, und die untere Pars intermaxillaris, welche die Höhlen vom Mundraum trennt. Der seitliche Stirnfortsatz scheint vom Oberkiefer durch eine quere Spalte getrennt zu sein.

Der zwischen beiden Oberkiefern liegende Teil der primitiven Mundöffnung wird bei fortschreitender Entwicklung von den 3 Stirnfortsätzen ausgefüllt. Der mittlere Stirnfortsatz bzw. Processus globularis desselben verwächst unterhalb der zuerst durchweg offenen Nasenspalte mit dem Oberkieferfortsatz, der schräg von hinten und außen herantritt. Dadurch entsteht eine das Nasenloch von der Mundspalte trennende Querbrücke, der primitive Gaumen (DURSY) oder Anlage der Oberlippe und der unmittelbar dahinter liegenden Teile und es scheidet sich dadurch eine Gesichts- und Mundrachenöffnung der Riechhöhlen ab. Der Schluß der offenen Nasengruben geschieht teils durch die Lamina nasalis, ausgiebiger durch Hervorschiebung ihres hinteren Randes, der sich über die Außenfläche der Grube legt und dieselbe zudeckt; er ist der seitliche Stirnfortsatz, sein wulstiger Rand wird zum Nasenflügel.

Sobald der seitliche Schluß der Grube erfolgt ist, führt von der vorderen Öffnung ein kurzer Eingangstrichter in eine hohe Spalte, (= Nasenschlauch) die oben von der Pars ethmoidalis überwölbt ist und in deren Decke der N. olfactorius sich einsenkt.

Jenseits von der Nervenendstelle nimmt die Höhle an Höhe ab und läuft in den niedrigen Nasenrachengang aus, der lateralwärts von der Lamina nasalis in den hinteren Nasenlöchern sich öffnet. Nachdem der primitive Gaumen geschlossen ist, rücken die Processus globulares und zugleich die vorderen Enden der Laminae nasales median zusammen und verschmelzen. Durch die Vereinigung entsteht das Mittelstück der Lippen und der Zwischenkiefer; der Mundhöhlenteil des Oberkiefers oder innerer Kieferwulst rückt gleichfalls gegen den Processus globularis und verschmilzt mit ihm.

Das Septum narium entsteht demnach durch mediane Verbindung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Beim Menschen bildet sich die Oberlippe durch Verwachsung der Globularfortsätze des mittleren Stirnfortsatzes mit den Oberkieferfortsätzen. Die Oberfläche des mittleren Stirnfortsatzes zerfällt in einen als mediane Kante hervortretenden Teil, der zum Nasenrücken wird, und einen als mediane Rinne sich vertiefenden Teil, der zur Nasenscheidewand und Oberlippe wird. Die Grenze beider ist die Nasenspitze. Wenn die Nasenlöcher zusammenrücken, treibt sich der Nasenrücken schärfer hervor, dagegen vertieft sich der Einschnitt an der unteren Fläche des mittleren Stirnfortsatzes. Schließlich verbinden sich die Seitenwandungen der medianen Rinne. An der Oberlippe begegnen sich die beiden Kugelfortsätze in der Mittellinie und das Nasenseptum, das zuerst aus zwei nebeneinanderliegenden Platten besteht, verwächst zu einer einfachen Lamelle. Die Oberlippe behält einen tiefen mittleren Einschnitt, dessen letzter Rest als Philtrum zurückbleibt. Die Spur der bilateralen Verbindung von Lippen und Nasenscheidewand erhält sich bei der Mehrzahl der Säugetiere bleibend als eine mediane, vom Lippenrand bis zur Schnauzenspitze reichende Spalte, z. B. Doggennase.

O. Seydel (19) beschrieb 1899 die Nasenbildung bei *Echidna* ganz im Stile der Hisschen Darstellung. Der auswachsende äußere Nasenfortsatz liefere die komplette laterale Wand der Riechtasche. Später beteilige sich auch der Oberkieferfortsatz an der Bildung der hinteren lateralen Wand der Tasche. Die zugekehrten Ränder des spaltförmigen Zuganges zur Riechtasche verschmelzen, indem der untere Rand des äußeren Nasenfortsatzes sich an die entsprechende Partie des inneren Nasenfortsatzes lege. Der Oberkieferfortsatz bleibe daran unbeteiligt, weil er nicht so weit nach vorn reiche. Das hintere Ende des spaltförmigen Zuganges dauere als Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle. Mit dem Vorwachsen der Schnauzengegend erfahre die taschenförmige primitive Riechgrube eine rinnenartige Verlängerung nach vorn, die von den verlängerten Nasenfortsätzen umgeben und durch Verschmelzung derselben zum Atrium der eigentlichen Nasenhöhle abgeschlossen werde. Mit dem Auswachsen des Schnauzenteils würde die schlitzförmige Apertura nasalis externa größer werden, wenn sich nicht gleichzeitig von hinten nach vorn fortschreitend die Schließung derselben durch Verlötung der unteren Ränder des äußeren und inneren Nasenfortsatzes vollzöge. Also werde in einem bestimmten Entwicklungs-

stadium (*Echidna*-Embryo 42) die äußere Nasenöffnung kontinuierlich neu gebildet. Mit dem Vorwachsen des Vorderkopfes verlängere sich die Öffnung nach vorn, wobei immer neu entstehende Teile in ihre Umgrenzung einbezogen würden, aber im gleichen Maße werde sie von hinten her verlegt.

An His schließt sich H. Rabl (20) an, der 1902 durch schöne Zeichnungen die Entwicklung des Gesichtes schilderte. Er legte weniger auf die Beschreibung, als auf naturgetreue Abbildungen Gewicht. Mit Recht tadelt er im Vorworte, daß die meisten der älteren Abbildungen entweder ganz unbrauchbar seien oder das embryonale Gesicht nur in Karikaturen wiedergäben. Die Mehrzahl derselben vermöge weder den primitivsten künstlerischen, noch wissenschaftlichen Anforderungen zu genügen. Man habe in die Zeichnungen jedes Licht und jeden Schatten eingetragen, den man beim Drehen und Wenden eines Embryos nach allen Seiten überhaupt sehen könne; daher hätten die verbreiteten Abbildungen geringe Beweiskraft. Angesichts der trefflichen Zeichnungen seines neuen Werkes wird jeder die Berechtigung des herben Tadels zugestehen; aber Rabl verurteilt auch die neue Methode, daß man Modelle von den Embryonen anfertigt und diese Modelle zeichnet. Wohl schwerlich falle es einem Maler ein, einen Menschen, den er porträtieren wolle, zuerst zum Bildhauer zu schicken. Es sei ganz verwerflich, den Kopf oder das Gesicht eines Embryos nach einem Plattenmodell zu zeichnen; die nach solchen Vorbildern hergestellten Figuren seien so scheußlich, daß jeder, der einigen Formensinn besitze und die Objekte aus eigener Anschauung kenne, davon abgestoßen werde. Hierin scheint mir Rabl nicht recht zu haben, weil er den Vorteil übersieht, welchen die Untersuchung des embryonalen Gesichtes bei stärkeren Vergrößerungen ($^{50}/_{1}$ oder $^{100}/_{1}$) gewährt im Gegensatze zu einer 15fachen Vergrößerung, bei der seine Figuren entworfen sind. Nachfolgend stelle ich die wichtigsten Sätze aus dem Begleittexte des Rablschen Tafelwerkes zusammen.

Das Riechfeld ist im Stadium 8 ($11^{d}\ 2^{h}$) zu einer Grube eingesenkt, die oben von einer Art Schirm überwölbt ist und dadurch vertieft wird, während sie nach unten flach ausläuft. Mit dem hinteren Ende dieses Schirmes tritt der Oberkieferfortsatz in Verbindung. Die Nasengrube hat also nur oben einen scharfen Rand. Der Boden springt polsterartig nach außen vor.

In den nächsten Stadien 9 und 10 ist die Nasengrube vertieft mit fast kreisrunder Eingangsöffnung. Die schärfere Begrenzung desselben bringt es mit sich, daß man jetzt schon einen medialen und lateralen Nasenfortsatz erkennen kann. Vom medialen Fortsatze zieht eine Leiste aus, die unter

dem lateralen Nasenfortsatze hinweg zum Oberkieferfortsatz reicht, um sich mit ihm zu verbinden. Der mediale Nasenfortsatz des Stadiums 11 besitzt unterhalb der Nasenöffnung eine kleine, nach innen gerichtete Delle. Die Strecke zwischen den beiden medialen Nasenfortsätzen ist eingesenkt.

Beim Stadium 12 stehen die enger gewordenen, schlitzförmigen Nasenlöcher nicht relativ, sondern auch absolut näher beieinander, als früher. Sie führen in den nach hinten an Tiefe zunehmenden Nasensack, an dessen medianer Wand die Mündung des Jacobsonschen Organs liegt. Das hintere Blindende des Sackes stößt an das Epithel des Vorderendes des primitiven Gaumens. Die aus beiden Epithelschichten bestehende Membran verschließt die primitive Choane. Zwischen den beiden mittleren Nasenfortsätzen, also an der unteren Seite des Stirnfortsatzes ist eine ziemlich tiefe Einsenkung bemerkbar; wie früher zieht eine Leiste vom medialen Nasenfortsatz unter dem lateralen Fortsatze hinweg zum Oberkiefer.

Im Stadium 13 liegen die verengten und schief gestellten Nasenlöcher absolut eine Spur weiter auseinander, relativ aber enger zusammen. Die Einsenkungen zwischen den beiden mittleren Nasenfortsätzen sind tiefer geworden; von ihrem Grunde zieht eine kurze schmale Furche, die einer Naht nicht unähnlich ist, senkrecht nach oben.

Im Stadium 14 erscheint hinter dem inneren Ende der medialen Nasenfortsätze eine kleine Grube als erste Andeutung der primitiven Choane, aber der Durchbruch ist noch nicht geschehen.

Im Stadium 15 sind die Nasenlöcher kleiner geworden. Von der medianen tiefsten Einkerbung der Oberlippe, die zwischen den beiden Processus globulares liegt, zieht ein flacher Wulst nach oben. Die Oberlippe zeigt außerdem rechts und links am medianen Nasenfortsatz eine Einkerbung, auf welche die Kerbe zwischen Nasenfortsatz und Oberkieferfortsatz folgt. Die Choanen sind noch nicht durchgebrochen.

Stadium 16. Von den Nasenlöchern zieht eine Furche im halbkreisförmigen Bogen nach innen und unten zu der Incisur zwischen den Processus globulares. Die beiderseitigen Furchen grenzen den Schnauzenteil deutlich ab. Der sagittale Wulst, welcher von der Incisur senkrecht nach oben reicht, flacht sich allmählich ab. Vom oberen Ende der schlitzförmigen Nasenlöcher laufen bogenförmige Furchen gegen das obere Ende der medianen Erhebung oder Leiste (mediane Nasenleiste) und grenzen kleine paarige Knötchen ab.

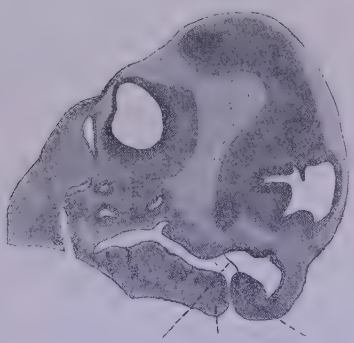
Stadium 17. Über die schlitzförmigen Nasenlöcher schieben sich von oben und außen deckelartig die lateralen Nasenfortsätze.

Die fast 100 Jahre währende Tradition der Gesichtsentwicklung nach Meckel, Baer, Rathke wurde zum ersten Male durch F. Hochstetter im Jahre 1891 angetastet. Hochstetter (9, 9a) erklärte nach Untersuchungen an Katzen- und Kaninchen-Embryonen:

Eine offene Nasenfurche als primäre Kommunikationsspalte zwischen Mund- und Nasengrube existiert ebensowenig, als der Abschluß der beiden Höhlen durch Verwachsung der Furchenränder erfolgt. Der Hohlraum der Nasengrube ist von der Mundhöhle durchaus abgeschieden und gewinnt durch Herabwachsen des lateralen Stirnfortsatzes Taschenform. Der Epithelüberzug der Begrenzungs-

ränder der Nasengrube d. h. der laterale und mediale Stirnfortsatz verschmelzen, so daß der hintere Abschnitt der Nasentasche in einen kurzen Blindsack umgewandelt werde, der durch eine Epithellamelle mit dem Epithel des Munddaches zusammenhängt. Letztere wird vom Mesoderm durchbrochen und damit eine solide Scheidewand zwischen Nasenhöhle und primitivem Gaumen hergestellt. Im hinteren Abschnitt der Nasentasche wird die Epithellamelle erniedrigt und verbreitert, bis sie schließlich als eine dünne Membran (Membrana bucco-nasalis) erscheint (Fig. 6). Wenn sie zerreißt, ist die hintere Öffnung der Nasentasche oder Choane gebildet. Die Nasenöffnung wird vom medianen und lateralen Stirnfortsatz umgeben.

Fig. 6.



Sagittalschnitt des Kopfes von *Vespertilio murinus* von 8 mm Länge. Vergr. 12/1. Nach Tiemann.

Der Oberkieferfortsatz beteiligt sich weder an der Begrenzung des Nasenloches noch am Abschlusse der Nasenhöhle. Sehr richtig bemerkt Hochstetter, der Oberkieferfortsatz stellt keinen reinen Fortsatz dar, sondern erscheint nur äußerlich als eine wulstförmige Hervorhebung des embryonalen Gesichtes, dessen Mesodermmassen kontinuierlich mit den Mesodermmassen des benachbarten Fortsatzes zusammenhängen.

F. Keibel (11) pflichtete 1893 dem Bericht Hochstetters in allen wesentlichen Punkten bei, nur mit der Einschränkung, daß er die älteren Autoren, vor allem His verteidigt. Er meint, die erste Anlage des primitiven Gaumens komme durch Anlagerung des lateralen Nasenfortsatzes an den medialen Nasenfortsatz zustande. Später dringe der Oberkieferfortsatz bis an den medialen Nasenfortsatz vor und trage wahrscheinlich zur Bildung des primitiven

Gaumens, jedenfalls zur Bildung der Oberlippe bei. Die Beschreibung und Darstellung, welche Ecker und His von der Nasenrinne gaben, beruhe auf sorgfältiger Beobachtung, freilich an schlecht konservierten Objekten. Er habe dieselben Bilder bekommen, wenn er

Fig. 7—9.

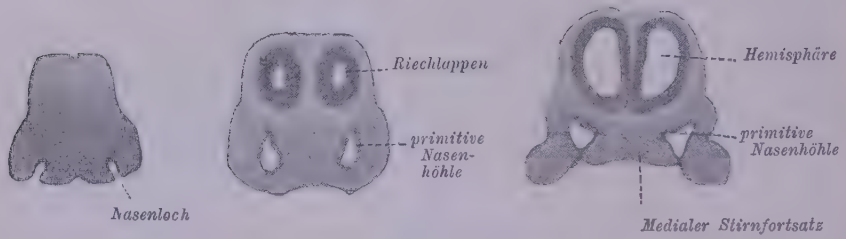
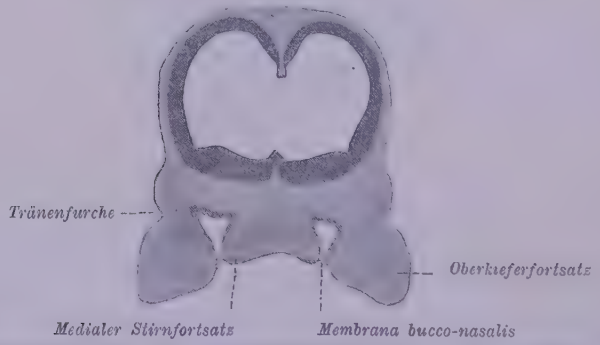


Fig. 7—9. Schnitte durch den Kopf von *Vespertilio murinus*. Vergr. 14/1. Nach Tiemann.

Schweinsembryonen in verdünnter Müllerscher Flüssigkeit leicht macerierte und mit einem Pinsel das Epithel entfernte.

Die Nachuntersuchungen von H. Tiemann (25) an Embryonen

Fig. 10.



Frontalschnitt des Kopfes eines 9 mm langen Kaninchen-Embryos von 13 Tagen. Vergr. 14/1. Nach Tiemann.

von Fledermaus, Hund, Kaninchen, Rind, Schaf, Schwein im Jahr 1896/97 bestätigten die Entdeckung Hochstetters.

Die Frage, wie die Riechfelder in Nasengruben und diese in Nasenhöhlen umgewandelt werden, beantwortet Tiemann im Einklange mit Hochstetter dahin, daß Vorwulstung ihrer Ränder die Riechfelder zu taschenähnlichen Nasengruben gestalte, und daß die stark hervorwachsenden, seitlichen Begrenzungsränder der Nasengruben, nämlich der laterale und mediale Nasenfortsatz sich an dem hinteren Teil der Gruben zusammenlegen und allmählich gegen den vorderen Teil epithelial verschmelzen. Dadurch entstehe der

von Hochstetter angezeigte, allein von den Nasenfortsätzen umschlossene Blindsack der Nasenhöhle und die gegen das oberflächliche Ectoderm ziehende Epithellamelle (Fig. 9). Durchbrechende Mesodermmassen vernichten die epitheliale Verschmelzung der beiden Nasenfortsätze unter dem vorderen Abschnitt der Nasenhöhle und schaffen hier festes Gewebe, während sich im hinteren Abschnitt die Epithelbrücke noch erhält, um durch Auseinanderweichen der Seitenwände in die Membrana bucco-nasalis umgewandelt zu werden (Fig. 6). Wenn sie endlich zerreißt, ist die primitive Choane angelegt. Tiemann betont entschieden, daß die Nasenhöhle bloß von den Nasenfortsätzen und die obere Wand der Mundhöhle nur durch die beiderseitigen Nasenfortsätze nebst mittleren Stirnfortsätzen begrenzt werde. Die Oberkieferfortsätze ständen noch zu weit lateral, als daß sie etwas zum Abschluß dieser Höhle beitragen könnten. Sie überwuchern den lateralen Nasenfortsatz und erzeugen einen Teil der späteren Oberlippe, nachdem die primitiven Choanen entstanden seien.

K. Peter (18) erklärte 1902, die von Hochstetter hervorgehobene Differenz im Verhalten der beiden Nasenfortsätze sei nicht so groß. Sowohl beim Menschen, als Kaninchen beginne die Bildung des Nasenblindsackes im Bereiche der Oberkieferfortsätze und greife später auf die seitlichen Nasenfortsätze über — beim Kaninchen früher und im größeren Umfang, beim Menschen später und in geringerer Ausdehnung. Der Abschluß der Nasenrinne erfolge beim Kaninchen im Bereiche des Oberkiefers, beim menschlichen Embryo begrenze der Oberkieferfortsatz allein den hinteren Nasenblindsack.

Einige Jahre später (1906) schilderte K. Peter (18a) im Handbuche von Hertwig die Anlage der Nasenhöhle als Riechfeld, die Verwandlung desselben in eine tiefe Rinne und die Veränderung derselben durch Auftreten der Gesichtsfortsätze (des inneren bzw. äußeren Nasenfortsatzes und Oberkieferfortsatzes). Im Bereiche des Oberkieferfortsatzes wachsen die Ränder der Nasenrinnen zusammen und vertiefen den hinteren Riechsack der Nasengrube. Die Verschmelzung ihrer Ränder greife bald auf den äußeren Nasenfortsatz über. Im Bereich des geschlossenen Blindsackes buchten sich die inneren Nasenfortsätze kugelig vor und bilden die Processus globulares, die sich mit den Oberkieferfortsätzen vereinigen. Die Gesichtsfortsätze werden beim Abschlusse der Nasenrinne nur epithelial verschmolzen. Wenn die Epithelbrücke, welche den Riechsack längs der Verwachsungsfurche mit dem äußeren Epithel verbindet, durchreiße, trete Bindegewebe in die Rißzone und ver-

einige nun auch die mesodermalen Teile der Gesichtsfortsätze. Nur das Blindende des Geruchsorganes bleibt mit der Epidermis verbunden, hier findet kein Durchbruch von Mesoderm statt. Die Verschmelzungsstelle weitet sich allmählich aus und wird zu der dünnen Membrana bucco-nasalis (Fig. 10). Sie verdünnt sich und reißt ein, so daß die Choanen entstehen. Die zwischen äußerem Nasenloch und Choane liegende Substanzbrücke ist der primitive Gaumen. Derselbe enthält medial das Material der inneren Nasenfortsätze, lateral in seiner hinteren Partie Massen des Oberkieferfortsatzes und in seinem vorderen Teile einen größeren oder kleineren Anteil des äußeren Nasenfortsatzes. Bei Säugern existiert keine primäre Verbindung der Nasenhöhle mit der Mundhöhle, keine Nasenrinne (Hochstetter). Die primitiven Gaumenspalten verlängern sich, der primäre Gaumen wird kurz.

2. Die Metamorphose des Gesichtes.

Der historischen Übersicht lasse ich die Beschreibung einiger ausgewählter Modelle folgen, welche die Metamorphose des Katzengesichtes bezeugen. So stark der Gegensatz zwischen dem kleinsten und größten Stadium (Taf. I, Fig. 1, 7) auf den ersten Blick erscheinen mag, die eingehende Betrachtung der Zwischenformen (Taf. I, Fig. 2—6) hat mich belehrt, daß die ontogenetische Formentwicklung in einer, wenn ich so sagen darf, folgerichtigen Weise dem definitiven Zustande entgegeneilt. Man wird aus den mit großer Sorgfalt hergestellten Gesichtsmasken erkennen, daß die bisherige Ansicht von den Gesichtsfortsätzen und ihrer Verwachsung, auch in der von Hochstetter, Tiemann und Peter abgeschwächten Fassung nicht länger aufrecht erhalten werden kann.

Soweit es der verfügbare Tafelraum gestattet, wurden die Masken bei derselben Vergrößerung (18/1) abgebildet (nur das größte Modell ist etwas kleiner, 12/1 dargestellt), weil man das rechte Urteil allein durch Berücksichtigung der wirklichen Größenverhältnisse gewinnt. Die in den Lehrbüchern verbreiteten Figuren leiden an dem Fehler, daß die kleinen Embryonen zu groß und die älteren Stadien zu klein gezeichnet wurden, daher hat man sich manche Einzelheit viel größer vorgestellt als der Wirklichkeit entspricht, z. B. die Verwachsung des Riechgrubenrandes für einleuchtend gehalten, obwohl das Riechfeld ganz minimal klein ist.

A. Das Larvengesicht.

1. Periode.

(Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 1*a*, 2*a*, 3*a*).

Sehr kleine Embryonen entbehren des Gesichtes und zeigen nur einfache Elementaranlagen mit wenigen Merkmalen. Das außerordentlich geringe Volumen ihres Kopfes verbietet die reiche Modellierung des äußeren Reliefs. Das Gehirn bildet die Hauptmasse des Kopfes (Taf. III, Fig. 18—21); sein stark gekrümmtes Vorderhirn liegt dem Ectoderm dicht an. Da es sich stark ventral biegt und sehr geringen Abstand vom vorderen Nabelrand hat, so ist die Gesichtsanlage unansehnlich; die Vorderhirnwölbung allein (Taf. I Fig. 1*a*, 2*a*) drückt dem Kopf sein charakteristisches Larvengepräge auf.

Zuerst fällt die kräftige, vom Vorderhirn veranlaßte Wölbung (*vh*) auf, zu beiden Seiten derselben kleine hügelartige Vorsprünge, die sog. »Oberkieferfortsätze« (*lw*), unterhalb derselben zwei weitere Hügel (*ul*), die sog. »Unterkieferfortsätze«. Die Gesichtsregion besteht also aus fünf höckerartigen Erhebungen. Zwischen ihnen liegt eine ungefähr dreieckige Grube (*mg*), die in den Vorderdarm führt und die embryonale Anlage des Mundes ist, aus der sich später der Lippenmund und die eigentliche Mundhöhle durch weiteres Wachstum entwickeln werden. Ich nenne sie daher auch Mundgrube und hebe besonders hervor, daß der vordere Rand der Mundgrube von der Hirnwölbung nicht abgesetzt ist, bloß die Unterlippenwülste (*ul*) bilden einen deutlichen Rand.

Man hat die Hügel um die Mundgrube bisher »Gesichtsfortsätze« genannt und als Ober- bzw. Unterkieferfortsätze unterschieden. Ich schließe mich diesem Gebrauche aber nicht an. Da in den jungen Stadien noch keine Skeletanlagen auftreten, halte ich es für richtiger, die Skulptur des embryonalen Gesichtes, statt auf die tieferliegenden Knochen, auf die Oberfläche, d. h. die fertige Physiognomie zu beziehen und die Bezeichnungen von den Regionen des Gesichtes zu nehmen, die sich aus den Hügeln entwickeln. Ich werde daher statt »Oberkieferfortsatz« künftig Lippenwangenwulst (*lw*), statt »Unterkieferfortsatz« die Bezeichnung Unterlippenwulst (*ul*) gebrauchen. Der Ausdruck »Wulst« ist vorzuziehen, weil es sich nicht um wirkliche »Fortsätze«, die Rathke sogar mit den Extremitätenstummeln verglichen hat, sondern um ganze leise Modellierungen der Kopffläche handelt, die in der folgenden Zeit nicht kräftiger

vorspringen, sondern abflachend in die Breite wachsen. Sie sehen freilich an den Modellen und den Photographien derselben sehr kräftig aus, allein man muß doch immer bedenken, daß das Konterfei des embryonalen Gesichtes mehr oder weniger vergrößert ist, und daß alle Modelle (bzw. Tafelfiguren) durch die Vergrößerungszahl zu dividieren sind, will man eine rechte Anschauung der reellen Kleinheit ihres Details erhalten.

Bei dem Embryo II (Taf. I, Fig. 2, 2*a*) ist das Volumen des Kopfes gestiegen und infolgedessen die Gesichtsgegend auch transversal gewachsen. Dadurch sind die einzelnen Abschnitte deutlicher ausgeprägt. Man sieht noch die fünf Wülste in der Umrahmung der Mundgrube (*mg*). Am meisten treten die Unterlippenwülste (*ul*) hervor, welche wie bei Modell 1 durch eine seichte V-förmige Einkerbung geschieden sind. Die Kerbe hat früher zu der Deutung veranlaßt, daß die Unterlippe durch mediane Verwachsung zweier symmetrischer Hälften (= Unterkieferfortsätze) entstehe. Wenn man aber die tatsächlichen Belege für die allgemein geltende Meinung prüft, findet man zur eignen Verwunderung, daß gar keine Beobachtung des Verwachsungsprozesses selbst gemacht wurde, und daß jede Spur einer wirklichen Verwachsungsnaht fehlt. Ich sehe auch keinen genügenden Grund, weshalb man die paarige Natur der unteren Buckel (*ul*) so stark betonen sollte. Mir scheint es viel richtiger, die Unterlippenanlage als einheitlichen Bügel aufzufassen, wie sie dem nicht voreingenommenen Blicke an dem Modell (Taf. I, Fig. 2*a*) entgegentritt, und die bisher als getrennte Unterkieferfortsätze gedeuteten Wülste als Auswölbung ihrer lateralen Zonen anzusehen.

Die Unterlippe bildet den hinteren Rand der Mundgrube; der vordere Rand, die spätere Oberlippe ist ebensowenig wie im vorigen Stadium skizziert, nur lateral an den Mundwinkeln ist sie als Lippenwangenwulst (*lw*) angelegt. Zwischen diesen ladet der breite Querwulst (*nh*) aus, welcher durch das dicht anstoßende Vorderhirn vorgewölbt ist. His hat ihn »Stirnhaube« genannt. In der weiteren Entwicklung sieht man aber nicht die Stirne, sondern den Schnauzenteil daraus entstehen. Denn die enge Nachbarschaft des Vorderhirns (Taf. III, Fig. 19—24) ist nur ein vorübergehender, embryonaler Charakter, der sehr bald durch die Ausbildung der Nasenschläuche und der Augen aufgehoben wird, so daß das Vorderhirn weit vom Ectoderm der sog. Stirnhaube abrückt. Ich lege daher auf den Umstand, daß jetzt die flachen Riechfelder (*vf*), später die Nasen-

löcher (*l*) in dieser Gegend liegen, den Nachdruck und gebrauche statt »Stirnhaube« den Ausdruck »Nasenhaube« (*nh*). Die beiden flachen Einsenkungen der Riechfelder (*vf*) sind wirklich abgegrenzte Facettenflächen zu beiden Seiten der Nasenhaube.

Die unterhalb der Riechfelder einwärts ziehende, ungefähr dreiseitige Ectodermwand ist eine undifferenzierte Larvenanlage. Nach Kenntnis der späteren Stadien betrachte ich sie als gemeinsame Anlage des künftigen Munddaches und des unter den Nasenlöchern entstehenden Lippenabschnittes. Da die Mundhöhle überhaupt noch nicht als wirkliche Binnenhöhle des Kopfes ausgestaltet ist, so bildet ihr Dach die Unterfläche der jetzt durch das Vorderhirn aufgetriebenen Nasenhaube (*nh*), und man sieht von außen bis an die Hypophyse (Taf. III, Fig. 20—22). Die flachen Riechgruben erstrecken sich nicht auf das Munddach, wie die älteren Autoren einstimmig angegeben haben. An der lateralen Fläche, dorsal über den Riechfeldern sind die Linsengruben (*lg*) angelegt.

Alles in allem genommen sind an dem kleinen Kopfvolumen wenige Teile räumlich und morphologisch ausgebildet. Die andern, jetzt nicht sichtbaren Abschnitte mögen potentiell vorhanden sein, treten jedoch erst nach stärkerem Wachstum der gesamten Kopfanlage sichtbar vor.

Beide Modelle zeigen noch die geringe Entfernung des Kopfes bzw. der Mundgrube vom vorderen Nabelrand, also den Mangel der Halsregion. Ebenso klein ist die Entfernung des Unterlippenwulstes vom Mittelhirnhöcker.

Weil die Spalten des embryonalen Gesichtes in der pathologischen und chirurgischen Literatur eine so wichtige Rolle spielen, will ich ausdrücklich hervorheben, daß meine Modelle und die ihnen zugrunde liegenden Querschnittserien gar keine Spur wirklicher Trennungsspalten zeigen. Die ganze Gesichtsfläche ist von einer zusammenhängenden Ectodermschicht bedeckt, die unter der Nasenhaube (*nh*) zur Mundgrube (*mg*) eingebuchtet und lateral in Form von Buckeln (*lw*, *ul*) vorgetrieben ist. Infolge dieses Reliefs sind natürlich die Grenzen zwischen den Buckeln als seichte Furchen eingeschrieben; die älteren Autoren hielten sie irrtümlich für »Trennungsspalten«, obwohl es seichte Rinnen der Außenfläche sind, welche nicht gleich Spalten in die Masse des Kopfes eingreifen. Eine Verwachsung derselben könnte niemals stattfinden, weil die ectodermale Gesichtsmaske von allem Anfang an als eine einheitliche Decke über die inneren Organe, speziell das Vorder-

hirn und den Vorderdarm samt dem spärlichen Mesoderm gebreitet ist. Die alten Forscher hatten daher durchaus unrecht, von »Spalten« zu sprechen. Wären welche vorhanden, so könnten sie auf den Querschnitten, die heute nicht bei vierfacher, sondern bei hundertfacher und noch stärkerer Vergrößerung studiert werden, nicht übersehen werden: daher ist es höchste Zeit, daß die Mediziner mit dem alten Irrtum von den Gesichtsfortsätzen und ihrer Verwachsung endgültig brechen.

Die Einfachheit der Kopfanlage erhellt ohne weiteres aus Längsschnitten der Larvenköpfe (Taf. III, Fig. 21, 22). Gehirn und Vorderdarm sind die beiden Hauptbestandteile, umhüllt vom spärlichen Mesoderm. Die Sinnesorgane werden an der Oberfläche angelegt, als Riechfelder, Linsen- und Labyrinthgrübchen, während die Augenblasen aus dem Vorderhirn vorwachsen.

Die von der Unterlippe umsäumte Mundgrube führt direkt in den Vorderdarm, welcher in sehr geringer Entfernung von der Ectodermmaske dicht unter dem Mittel- und Hinterhirn zieht. Er stellt einen transversal breiten Schlauch mit sehr schmalem Lumen dar (Textfig. 14, 15). Die Grenze zwischen der Mundgrube und dem Vorderdarm ist an dem kleinen Vorsprunge der dorsalen Wand kenntlich, gegen welchen das Ende der Chorda biegt. Die Bucht vor demselben ist die Anlage der Hypophyse. Als wichtige Tatsache hebe ich noch die Lagebeziehung zwischen Mundgrube und Vorderdarm hervor. Beide stehen fast unter einem rechten Winkel gegeneinander (Taf. III, Fig. 20—22).

Bei einem Embryo von 8 mm Sstl. (Taf. I, Fig. 3, 3*a*) hat das Kopfvolumen bedeutend zugenommen. Die transversale Ausdehnung der Gesichtsmaske ist auf das Doppelte das Maßes von Modell 2 gestiegen, wie man am besten an der breiten Form der Mundgrube (*mg*) und der stark vorgewölbten Nasenhaube erkennt. Die quergedehnte Mundgrube ist bequem zu überblicken. Wenn man das Modell 3 mit Modell 1 und 2 vergleicht, so begreift man, warum die Wangenlippen- und Unterlippenbuckel (*lw* und *ul*) bei den kleinen Embryonen so sehr auffallen. Es ist eben die Medianzone ganz außerordentlich schmal. Beim Embryo des Modells 3 aber sind die seitlichen Buckel durch die Verbreiterung des medialen Gesichtsstreifens (*nlf*) mehr voneinander entfernt und imponieren, trotzdem sie größer wurden, nicht mehr so sehr.

An der oberen Begrenzung der breiten Mundgrube wird anfangs wenig geändert. Immer eilt die Unterlippe voraus, sie nähert sich

dem definitiven Zustand, indem mit ihrer Massenentfaltung die mediane Kerbe schwindet. Wer die Modelle 2 und 3 unbefangen betrachtet, wird zugeben, daß eigentlich nichts für einen Verwachsungsprozeß der sog. Unterkieferfortsätze in der Mediane spricht, dagegen alles für die langsame Ausgleichung einer oberflächlichen Kerbe.

Lateral bildet die Unterlippe immer noch die größte Auswulstung der Gesichtsfläche. Davor liegt der Wangenwulst und über diesem springt, durch eine ringförmige Furche abgesetzt, die Hornhaut (*c*) vor. Die seichten Furchen zwischen den Gesichtsbuckeln sind allmählich ausgeglichen, so daß die Gesichtsfläche noch deutlicher als einheitliche, nicht von Spalten zerschnittene Maske erscheint.

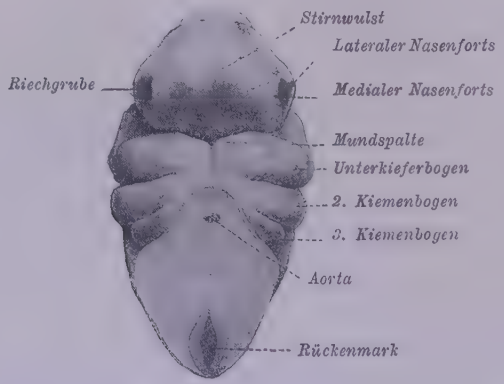
Anstatt der flachen Riechfelder sind zwei Nasenlöcher (*l*) vorhanden, welche in die blind geschlossenen Nasenschläuche hinter der Ectodermmaske führen. Das transversale Wachstum des Kopfes hat die geringe Entfernung zwischen den beiden Riechfeldern von Modell 2 ungefähr auf das Doppelte gesteigert, so daß die Öffnungen, welche die Skizze der Nasenlöcher des erwachsenen Tieres darstellen, doppelt so großen Querabstand zeigen, als die flachen Riechfelder des Embryo 2. Die Strecke (*nlf*) zwischen den Nasenlöchern (*l*) werde ich kurz das Nasenlippenfeld nennen.

Abgesehen von der Verbreiterung herrscht in der Medianzone des Gesichtes eine große morphologische Ruhe. Bei richtiger Stellung des Modells 3 überblickt man immer noch die ganze dorsale Wand der Mundhöhle bis zur Hypophyse, rechts und links begrenzt von zwei seichten, gegen die Hypophyse konvergierenden Furchen, den Grenzen des später auftretenden Mittelraumes.

Die Profilansicht des Modells 3*a* läßt zwischen dem Nasenloch (*l*) und dem Lippenwangenwulst (*lw*) eine feine Einsenkung erkennen, welche die früheren Autoren als Verwachsungsnaht gedeutet haben. Die Modelle sind aber sichere Beweise, daß von einer Verwachsung nicht die Rede sein kann; denn ob wir Modell 3 oder 1 oder noch jüngere Embryonen untersuchen, stets ist das Vorderende des Embryos (Taf. III, Fig. 18—21) vom Ectoderm bekleidet und die Ectodermmaske zeigt an der kritischen Stelle keine spaltförmige Unterbrechung, sondern überzieht als einheitliche Decke die Oberfläche der Kopfanlage. Da aber das Vorderhirn die Nasenhaube bzw. das Nasenlippenfeld ventral heraustreibt, so sinkt das Ectoderm von ihm zum Lippenwangenwulste (*lw*) ab. Infolge der lateralen Ausbuchtung desselben entsteht notwendigerweise eine kleine Furche zwischen beiden Regionen.

Zum Vergleich habe ich die Vorderansicht des Kopfes von einem Schweinembryo aus dem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte von O. Schultze hier eingefügt (Fig. 11), damit der Leser sich überzeugen kann, daß diese Zeichnung ebensowenig wie meine Figur

Fig. 11.



Vorderansicht des Kopfes eines Schweineembryos 1 cm lang. Vergr. 10/1. Nach O. Schultze.

(Taf. I, Fig. 3) oder die jüngeren Modelle (Taf. I, Fig. 1, 2) das sachliche Recht gewährt, einen medialen und lateralen Nasenfortsatz zu unterscheiden. Nur alte Gewohnheit hat diese falsche Ausdrucksweise bis auf den heutigen Tag konserviert; es ist notwendig, sie endlich vollkommen abzuschaffen.

Fig. 12—15.

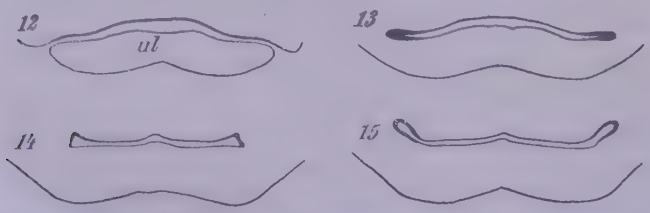


Fig. 12—15. Querschnitte durch die Mund- und Rachenhöhle eines Katzenembryos von 3,3 mm Kpfl. und 8 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 3 u. 3*a*). Vergr. 18/1. Der Abstand der Fig. 12—13 beträgt 60 μ, der Fig. 13—14 = 200 μ, der Fig. 14—15 = 100 μ.

Die gemeinsame Betrachtung der drei Profilbilder (Taf. I, Fig. 1*a*, 2*a*, 3*a*) erhellt, daß die am jüngsten Modell skizzierten Formeigenschaften in konsequenter Weise fortgebildet wurden, während das Volumen des ganzen Kopfes, also auch seine einzelnen Teile stetig zunahmen.

Der Längsschnitt (Taf. III, Fig. 22) kann, obwohl er durch einen

etwas älteren Katzenembryo geführt ist, dazu dienen, die Lagebeziehungen der inneren Organe des Kopfes zur äußeren Gesichtsfläche zu erläutern. Die Querschnitte (Fig. 12—15) zeigen die einfache Gestalt des Quermundes (Fig. 12), die niedrige Mundhöhle (Fig. 13), welche noch aller Differenzierung ermangelt, und die einfache Rachenhöhle (Fig. 14, 15).

Die Entwicklung der Nasenschläuche.

Bei Embryonen, welche zwischen Stadium II und III einzureihen sind, findet die Umbildung der Riechfelder in die schmalen blindgeschlossenen Nasenschläuche statt. Embryo II zeigt das Riechfeld (*vf*) am Ectoderm der Nasenhaube (*nh*) gleich einer Facettenfläche ausgeprägt, welche innerhalb eines niedrigen Randwulstes etwas konkav eingesunken ist. Die älteren Autoren haben das Riechfeld nicht gekannt, sondern eine primitive Nasengrube samt einer oberflächlichen, in die Mundhöhle verlaufende Nasenfurche angenommen und den Abschluß infolge Verwachsung der Stirnnasen- und Oberkieferfortsätze gelehrt.

Die neuen Forscher sind aus diesem Vorstellungskreise nicht ganz herausgekommen; denn Hochstetter nannte den Rand des Riechfeldes lateralen, bzw. medialen Stirnfortsatz und glaubte, durch ihre Verwachsung werde der Nasenblindsack erzeugt. Die von ihm zuerst beschriebene Epithellamelle galt ihm als Scheidewand zwischen beiden Fortsätzen. Tiemann vertrat dieselbe Ansicht: der laterale und mediane Nasenfortsatz umschließen den Nasenblindsack, treten als Begrenzungsränder an der Oberfläche hervor, legen sich zusammen und verschmelzen epithelial zu einem Septum, das später vernichtet wird. Peter verlieh dem gleichen Gedanken Ausdruck. Der äußere und innere Nasenfortsatz sowie der Oberkieferfortsatz verschmelzen beim Abschlusse der Nasenrinne erst epithelial. Nach dem Durchreißen des Epithelseptums vereinigen sich auch die mesodermalen Teile der Gesichtsfortsätze.

Um über den Vorgang genaueren Aufschluß zu erhalten, habe ich Teilmodelle der Nasenregion bei 100facher Vergrößerung hergestellt und durch sie die Überzeugung gewonnen, daß die Facettenfläche des Riechfeldes wahrscheinlich weniger durch Vorwölben des Randes als durch plastische Wachstumsenergie des Epithels den in der Kopfmasse, d. h. hinter der Ectodermmaske liegenden Nasenschlauch erzeugen wird. Die objektive Schwierigkeit, den Ansichten von Hochstetter, Tiemann, Peter beizustimmen, liegt für mich in

der geringen Größe und der runden Form des Riechfeldes. Angesichts der Figuren 2, 2*a*, 3, 3*a* (Taf. I), kann ich mir nicht vorstellen, daß der runde Rand des Riechfeldes sich vor dem Lippenwangenwulst zusammenbiege und verwachse. Hochstetter, Tiemann und Peter haben das ebensowenig gesehen, wie ich. Sie vermuten nur diese Bildungsart des Nasenblindsackes, weil sie die zum Ectoderm reichende Epithellamelle desselben für das Produkt einer Verwachsung hielten.

Der schmale Blindsack, welchen das erste Modell (Taf II, Fig. 14) nach der Serie des Embryos (Taf. I, Fig. 3) darstellt, kann nicht das Produkt von einfachen Einsenkungs- und Wulstungsprozessen sein; denn er ist seitlich komprimiert und so eigenartig gebogen, daß sein Formzustand durch einen besonderen Bildungsprozeß hervorgerufen sein muß. Seine schmale Lichtung ist durch das äußere, etwas längliche Nasenloch *l* (Taf. I, Fig. 3) zugänglich. Der Nasensack reicht aber hinter den oralen Rand des Nasenloches hinaus, in der Richtung gegen das zur Hypophyse aufsteigende Munddach (*md*), und hängt auf dieser, jetzt freilich noch sehr kurzen Strecke mit dem Ectoderm der Nasenhaube untrennbar zusammen durch ein Epithelseptum (*s*), welches Hochstetter, Tiemann, Peter als Folge der epithelialen Verklebung der Nasenfortsätze deuteten. Ich kann mich jedoch nicht damit einverstanden erklären, daß in dieser Gegend eine Verschmelzung von ursprünglich getrennten Epithelflächen zum Epithelseptum stattgefunden habe, und zwar aus dem Grunde nicht, weil die Längsachse des offenen Riechfeldes bei Modell 2 fast so groß ist, als der Durchmesser des Nasenloches bei Modell 3. Daher glaube ich, daß der leicht gewulstete Rand des Riechfeldes (*vf*, Taf. I, Fig. 2) nicht als Rand der Riechgrube, sondern als Rand des Nasenloches anzusehen ist. Man hat seine Natur bloß verkannt, weil die später von ihm umfaßte Lichtung des Naseneinganges in den jungen Stadien wegen der flachen Spannung des Epithelbezirks, welcher als Ectodermfacette (*rf*) den Mutterboden des Nasenschlauches darstellt, noch nicht vorhanden ist. Jedenfalls gewähren die Modelle kein Recht, der bisher gebilligten Behauptung beizupflichten, daß die Ränder der Riechgruben miteinander verwachsen. Ich beziehe den Zustand der Nasenanlage vom Modell 2 auf den Zustand des Modells 3 (bzw. der Fig. 14) durch die Annahme, die Zellen des Riechfeldes hätten kraft lebhafter Teilung einen schmalen Epithelsack erzeugt, während der Rand der Riechfacette an der Gesichtsfläche fast unverändert blieb, höchstens sich

ein klein wenig zusammenzog. Die ganze Ectodermmaske des Larvenkopfes scheint mir etwas hervorgetrieben, d. h. ihr Abstand vom Vorderhirn größer geworden zu sein. So wurde Raum für den einwachsenden Nasenblindsack geschaffen und das Nasenloch zugleich etwas verengt. Das ganze Riechfeld hat übrigens einen außerordentlich geringen Flächeninhalt. Der Durchmesser ist bloß 300 μ lang. Wenn wir in vielen andern Fällen beobachten, wie die komplizierten Höhlen mancher Organe durch die plastische Gestaltung eines ebenso kleinen und vielleicht noch winzigeren Epithelbezirks entstehen, warum sollte gerade bei der Nase nicht möglich sein, was sonst allgemeine Regel ist?

Ich sehe auch keinen Anlaß, bei der Beschreibung des Embryonalgesichtes (Fig. 1, 2, 3, Taf. I) von »Nasenfortsätzen« zu sprechen, aus dem gleichen Grunde, weshalb ich oben (S. 25) den Gebrauch des Ausdruckes: »Gesichtsfortsätze« bekämpfte. Denn das Relief ist viel zu klein für die derben Bezeichnungen. Ich kann bloß leise Niveauunterschiede an dem Nasenbezirke der Ectodermmaske, bzw. ihrer mesodermalen Füllmasse gewahren und halte es für falsch, wenn man an den Schnittbildern einen willkürlich herausgerissenen Teil der Mesodermzellen den »Nasenfortsatz« nennt. Jedenfalls sind die reellen Bezirke in so engen Dimensionen befangen, daß die Analogie der Wundheilungsprozesse zum Verständnis des normalen Entwicklungsverlaufes nicht angerufen zu werden braucht. Es ist viel einfacher, den Rand des Riechfeldes als Anlage des definitiven Nasenloches anzusprechen und ferner anzunehmen, daß an seiner gegen das künftige Munddach gekehrten Seite eine stärkere Anhäufung von Ectodermzellen geschehe, welche mit dem Wachstum sowohl der Nasentasche als der Gesichts- und Mundwand in einen Epithelstreifen, eben das von Hochstetter entdeckte sog. Septum (*s*) ausgezogen werde. Die Wachstumsrichtung des Nasensackes ist, wie Modell 14 (Taf. II) zeigt, nicht senkrecht, sondern parallel zum Ectoderm der Nasenhaube bzw. Mundgrube gestellt.

Im Modell Fig. 15 (Taf. II) hat sich der Nasensack unter bedeutender Größenzunahme komplizierter gestaltet. Für unsre Betrachtung ist sein Längenwachstum am meisten wichtig; denn dadurch wurde das hintere Ende vom Nasenloch (*l*) entfernt und die Epithelmauer lang ausgezogen. Dicht hinter dem Nasenloch ist am Modell eine kleine Lücke *t*, weil die Verbindungsbrücke mit dem äußeren Epithel auf eine Strecke von 0,120 mm unterbrochen ist.

Damit sind zwei Stellen geschieden, mittels welcher der Nasenschlauch an dem Ectoderm hängt: das Nasenloch im Gesichte und eine hintere, zur Membrana nasobuccalis werdende Haftstelle.

Das dritte Modell Fig. 16 (Taf. II) zeigt einen noch längeren Nasenblindsack und beweist so das energische, in der Nasenlippengegend des Kopfes stattfindende Wachstum. Die Lücke *t* des sog. Verwachsungsseptums ist viel größer geworden, nicht bloß durch Zerstörung der Epithellamelle, sondern sicher auch durch Wachstum der Kopfmasse in der Lücke und ihrer nächsten Umgebung. Die Membrana nasobuccalis (*nb*) an der hinteren Haftstelle des Nasenschlauches, welche an der aufgebogenen Strecke des Munddaches (*md*) liegt, am Modelle jedoch nicht sichtbar ist, stellt jetzt einen dünnen Epithelbezirk dar und scheidet noch die schmale Nasenlichtung von der Mundhöhle. Ein andres, nicht abgebildetes Modell von ähnlicher Größe zeigt bereits die offene Choane.

Beim vierten Modell Fig. 17 (Taf. II), das aus einem Katzenembryo etwa gleicher Größe wie Fig. 5 (Taf. I) isoliert wurde, ist der Abstand des Nasenloches *l* und der Choane *ch*, sowie des Nasenschlauches vom Ectoderm wesentlich gestiegen, so daß in der weiß erscheinenden Lücke *t* starke Mesodermmassen eingekeilt sind. Die Choane hat sich bedeutend verbreitert.

Bei unbefangener Betrachtung der Modelle (Fig. 14—17, Taf. II) wird man sich des Eindruckes nicht erwehren können, daß die Entwicklung des Nasenschlauches in der Tat ein selbständiger Modellierungsprozeß ist, der mit der Verwachsung von Nasenfortsätzen nichts zu tun hat. Darum schlage ich vor, die traditionelle Ausdrucksweise endlich zu beseitigen.

2. Periode.

(Taf. I, Fig. 4, 4*a*, 5, 5*a*.)

Zusammenfassend beschreibe ich nun die Gesichtsmodelle zweier Katzenembryonen von 10 und 11 mm Nstl. Das allgemeine Körperwachstum äußert sich in der Kopfgegend auf folgende Weise:

Der Abstand der Mundspalte vom Nabelrand ist mehr als doppelt so groß. Die Lippenwangen- und Unterlippenwülste, welche die Plastik der vorigen Periode beherrschten, sind durch transversales Wachstum abgeglichen, so daß die Umrandung des Mundes von einheitlichen, lippenähnlichen Wülsten gebildet wird. Über der flachen Unterlippe (*ul*) wölbt sich ein gleichsinnig gekrümmter Bogenwulst

(*ol*), der als Anlage der künftigen Oberlippe anzusprechen ist. Diese wichtige Veränderung wird hauptsächlich durch Vorgänge im Nasenlippenfeld zwischen den Nasenlöchern (*l*) veranlaßt, indem die bisher (Taf. I, Fig. 3) schwach eingedellte Breitfläche (*nlf*) desselben ein klein wenig distal vorgetrieben wurde, so daß sie die Unterlippe überragt. Der Einblick in die Mundhöhle wird dadurch um so mehr benommen, als zugleich die Unterlippe gegen die neugeschaffene Oberlippe und das hinter der Oberlippe einwärtsziehende Munddach vorwächst. Daher spielt letzteres im Relief der Gesichtsmaske keine Rolle mehr. Stärkeren Zuwachs erfahren auch die beiden Wangenwülste oberhalb der Mundwinkel. Der am Modell 3 hinter dem Lippenwangenwulst auffallende Buckel, der wie eine Fortsetzung der Unterlippe erschien, ist verstrichen.

Obwohl im Nasenlippenfelde nur eine einfache Vorwölbung der medianen Partie geschah, sind die Folgen auf dem Gesamthabitus der Mundgegend recht bedeutend; denn damit ist die Anlage der vollständigen Oberlippe, welche vorher bloß durch die seitlichen Buckel (*lw*) angedeutet war, vervollständigt, aber nicht durch Verschmelzung der sog. Stirn- und Oberkieferfortsätze, sondern durch kräftige Wulstung des Nasenlippenfeldes, während die Kopfanlage allseitig zunahm. Der Zustand des Lippenmundes wird also in zwei Etappen erreicht: zuerst waren die lateralen Partien zwischen Mundgrube und Auge als Wangenlippenwulst (*lw*) bei den jüngsten Embryonen (Taf. I, Fig. 1, 2) skizziert, später (Taf. I, Fig. 3) ist das mediane Nasenlippenfeld zwischen beide eingeschaltet und vorgewölbt worden. In der Profilansicht (Taf. I, Fig. 3*a*—5*a*) der Modelle sind diese Veränderungen besonders schön zu sehen.

Zugleich wurde auch der median eingezogene Streifen zwischen Nabelrand und Unterlippe vorgewölbt. Diese an sich unbedeutende Tatsache steht in erfreulichem Einklange mit meiner Auffassung, daß das Nasenlippenfeld vorgetrieben sei. Der Unterschied zwischen den Embryonen 3 und 5 gipfelt eben hauptsächlich in der Reliefveränderung des medialen Streifens, der zwischen den Nasenlöchern und dem Nabelrand liegt. Das treibende Moment für den Fortschritt der Modellierung muß in der Entfaltung der Nasenschläuche hinter der Ectodermmaske, sowie im Wachstume der Mesodermmassen an der ventralen Mund- und Rachenwand gesucht werden.

Bei Modell 4 und 5 ist durch die Vorwölbung der Nasenlippe das Munddach von der Außenfläche der Nasenhaube abgegrenzt.

Da auch die Unterlippe gegen den Rand der Oberlippe vorrückt, so ist die Mundhöhle nach außen abgeschlossen.

Mit dem Wachstum des Kopfes steigt die Größe der Mundhöhle und die Entfernung der Hypophyse vom Lippenrand.

Die Nasenschläuche sind in diesem Stadium (Taf. II, Fig. 17) noch sehr klein und plump modelliert; Nasenloch und Choane liegen einander eng benachbart. So einfach das Relief ihrer Außenfläche erscheint, seine Beziehungen zu dem fertigen Zustand, den Blendinger (4) beschrieben hat, kann man doch sicher erkennen, wenn man viele Modelle aus der Entwicklung der Nasenschläuche vor sich hat.

Leider konnte ich nicht so viele Abbildungen geben, um meine Behauptung anschaulich zu belegen. Aber an der medialen Ansicht des Modelles (Fig. 17, Taf. II) sieht man vom Nasenloch (*l*) die Muschelregion (*M*) schräg aufsteigen und an ihrer medialen Wand die rinnenförmige Ausbuchtung (*i*) des Jacobsonschen Organes hängen. Seichte Einbuchtungen der nicht abgebildeten Lateralwand des Nasenschlauches künden bereits den künftigen Nasoturbinalwulst, das Saktergesimse, den Maxilloturbinalwulst und Aulax an, der oberste Höcker (*Pc*) wird zur vordersten Tasche (Procribrum) der Cribralregion entwickelt, freilich nach der lateralen in Fig. 17 nicht sichtbaren Seite ausladend. Der Vorsprung (*hc*) ist die Gesamtskizze des hinteren Cribralabschnittes, aus welchem das Mesocribrum und Metacribrum entstehen werden.

B. Das Katzengesicht.

(Taf. I, Fig. 6, 6*a* und 7, 7*a*.)

Wer die Modelle 4—6 nebeneinander sieht, erkennt sofort die bedeutsame Verwandlung der Gesichtsmaske. Im Modell 6 klingen Charaktere des Katzengesichtes leise an, dank geringen Modifikationen der vorhergehenden Plastik. Starke Kontraste sind am Modell 6 nicht nachzuweisen, höchstens, daß sich die Oberlippe (*ol*) besser ausprägt und nicht mehr in einem so flachen Bogen spannt, wie bei Modell 4 und 5; auch ihre Breite hat unbedeutend zugenommen. Die Unterlippe (*ul*) springt ebenfalls stärker vor. Die Entfernung des Mundspaltes vom Nabel ist mit der transversalen Entfaltung des Kopfes gestiegen. Am meisten wird die Veränderung der gesamten Physiognomie, die besonders in der Profilansicht bemerkbar ist, durch die schnauzenartige Erhebung der um die Nasenlöcher liegenden Region veranlaßt, welche sich von der Stirngegend

absetzt (Taf. I, Fig. 6*a*). Der Wangenwulst ist viel breiter geworden, da der Abstand des unteren Augenrandes vom Lippenwinkel um die Hälfte gestiegen ist. Dadurch wurde Raum geschaffen, um die Oberlippe der definitiven Form zu nähern und von dem Wangenvorsprung unterhalb des Auges durch eine seichte Delle abzugliedern.

Das letzte Modell (Taf. I, Fig. 7) zeigt bereits die wirkliche Katzenphysiognomie. Während beim Larvengesicht das Vorderhirn den vor der Mundgrube bzw. dem Quermunde liegenden Abschnitt beherrschte, tritt es durch die Entfaltung der Nasenlippengegend allmählich in den Hintergrund. Dafür spielen jetzt der Mundrand, die Lippen samt den Nasenlöchern eine wesentliche Rolle, indem sie sich schnauzenartig vorschieben. Das Gesicht, das bisher in der Ventralansicht wie eine flache hufeisenähnliche Querzone erschien, ist kegelförmig verlängert, das breite Maul von konvex gekrümmten Lippen begrenzt. Die Veränderung ist hauptsächlich durch das kräftige Auswachsen des am vorigen Modell (Taf. I, Fig. 6) auftretenden Schnauzenhügels sowie der Lippengegend geschehen. Dadurch schob sich die ganze, vor den Augen liegende Region mit den Mund- und Nasenöffnungen als Schnauze vor. Die Unterlippe teilte diese Wachstumsenergie, so daß sie über die Mundwinkel wie ein bügelförmiges Gebilde aufragt. Die klaffenden Lippenränder lassen die Zungenspitze etwas herausschauen. Der Abstand der Nasenlöcher vom Lippenrand hat zugenommen. Die Wangengegend ist nicht mehr aufgewulstet und die bei Modell 6 beschriebene Eindellung ausgeglichen.

Der Überblick über die Gesichtsmasken (Fig. 1—7 Taf. I) beweist, daß die wirklichen Vorgänge anders sind, als wir sie gewöhnlich schildern hören. Das embryonale Geschehen besteht weder in der Verwachsung von Fortsätzen und getrennten Anlagen noch in der Beseitigung von Spalten, wie man vor 50 Jahren meinte; es besteht vielmehr in einer sorgfältigen und konsequenten Durchmodellierung der Gesichtsfläche, welche an das steigende Volumen des Kopfes gebunden ist. An den kleinen Anlagen der ersten Stadien werden Zonen, welche später ansehnliche Flächen des Gesichtes bilden, als winzige, bloß durch die starke Vergrößerung der Rekonstruktion grell vorspringende Unebenheiten oder wie man früher sagte »Gesichtsfortsätze« angelegt, während andre Abschnitte, z. B. der Vorderrand des Mundes vollkommen fehlen. Die Einfügung des letzteren (Fig. 3) und seine Entfaltung führt die starke Metamorphose des Larvengesichtes herbei (Fig. 4 u. 5).

Dann geht durch die Entwicklung der Mund- und Nasenhöhle die ebene Gesichtsfläche in den Formzustand der Schnauze über. Alle Veränderungen schließen so innig aneinander, daß sich kaum eine wirkliche Grenze zwischen den Stadien ziehen läßt, wenn nicht die Zufälligkeit des Embryonenmaterials einen Ruhepunkt der Analyse erzwingt.

II. Die Entwicklung der Mundhöhle.

1. Die herrschende Lehre.

Der Gaumen ist uns allen in Vorlesungen und Lehrbüchern als das Produkt einer Verwachsung geschildert worden, welche am primitiven Munddache sich abspielt und die Gaumenrinne durch Aufrichten und Verschmelzen der Gaumenfortsätze in den Ductus nasopharyngeus umwandelt.

Diese Ansicht wurde zuerst von Dursy (5) eingehend begründet, und seine Darstellung ist zur geltenden Schulmeinung erhoben worden. Er hielt zwei abgerundete Längswülste, welche aus dem medianen Teil des Oberkieferfortsatzes hervorgehen und von der Zwischenkiefergegend bis an die Seitenwand des Schlundkopfes reichen, für die erste Anlage des sekundären Gaumens. Dieselben wachsen vertikal abwärts und fassen die der Schädelbasis und dem primitiven Gaumen angeschmiegte Zunge zwischen sich. Nachdem die Zunge aus der Gaumenrinne zurückgezogen sei, richten sich die vorher vertikal absteigenden Gaumenplatten auf und nehmen eine horizontale Richtung an. Eine Zeitlang bleiben sie durch einen an verschiedenen Stellen ungleich breiten Spalt geschieden. Später wachsen sie einander bis zur Berührung, endlich zur Verschmelzung in medianer Naht entgegen, welche hinter dem Zwischenkiefer beginnt und rück- und vorwärts fortschreitet.

His (8*b*) ging ebenfalls von der eigentümlichen Tatsache aus, daß die Zunge in der Gaumenanlage förmlich eingeklemmt wird, ihr Rücken die Schädelbasis berührt und ihre Spitze dem hinteren Nasencingange anliegt. Gegen Ende des zweiten Monats bestehe noch ein doppelseitiger physiologischer Wolfsrachen mit Tiefstand der Gaumenplatten und Hochstand der Zunge. Die Umlagerung der Gaumenplatten erfolge am Ende des zweiten oder Beginn des dritten Monats. Dann stehen die Platten mit zugekehrten Rändern über der Zunge, ihre Verwachsung schreitet langsam von vorn nach rückwärts fort. Bei einem Fetus von 51 mm SSl. ist der vordere

Teil der Gaumenplatten glatt verwachsen; rückwärts findet sich eine Strecke mit epithelialer Verklebung und dahinter eine klaffende, an Breite rasch zunehmende Spalte. His meinte, das Emporsteigen der Gaumenplatten könne unter diesen Umständen nur erfolgen, wenn die Zunge zuvor ausgewichen sei, und stellte sich vor, daß das Ausweichen durch aktive Muskelkontraktion d. h. Senken des Unterkiefers und Bewegung der Zunge eingeleitet werde. Es sei denkbar, daß die Hebung der Gaumenplatten nicht auf beiden Seiten zugleich erfolge, sondern daß die Zunge erst nach der einen, dann nach der andern Seite Raum schaffe. Sein Präparat des menschlichen Embryos *Mr* von 8 Wochen entspreche einer solchen Übergangsphase, in der der Prozeß einseitig begonnen habe, aber noch nicht vollendet sei. Querschnitte durch die Mundhöhle zeigen die Zunge sehr schräg gestellt. Die Zungenspitze stehe beinahe vertikal und ihr rechter Rand dränge sich am Gaumenfortsatz vorbei bis zum unteren Teil der Nasenhöhle empor. Links stehe der Gaumenfortsatz über der Zunge.

Im Gegensatz zu Dursy behauptete 1895 J. Nussbaum (17) nach Untersuchungen an Hundeembryonen, daß die Gaumenplatten nicht direkt miteinander verwüchsen. Die Nasenscheidewand beteilige sich an der Bildung des harten Gaumens, indem sie sich zwischen die Gaumenplatten schiebe und mit diesen verschmelze.

Er sagt: »Beim Hunde wächst im vorderen und mittleren Teile der primitiven Mundhöhle der untere Rand der Nasenscheidewand so früh nach unten, daß ihr unterer sehr breiter Teil zwischen die Gaumenplatten kommt, bevor sie sich gegeneinander nähern. Daher treffen beide Gaumenplatten in der Mittellinie nicht zusammen, sondern verschmelzen direkt mit den unteren seitlichen Teilen der Nasenscheidewand, und die untere freie breite Fläche des Septums beteiligt sich direkt an der Bildung des Mundhöhlendaches. Die Verschmelzung der Gaumenplatten mit der Nasenscheidewand erfolgt in der Richtung von vorn nach hinten. Die Stensonschen Gänge sind Reste der embryonalen Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle, d. h. der beiden durch die Nasenscheidewand getrennten Gaumenspalten. Die unteren Mündungen der Stensonschen Gänge sind aber beim Hunde nicht Reste der Gaumenspalten. Vielmehr verschwindet das Lumen in ihnen, so daß sie durch einen kleinen soliden Strang mit dem Epithel des Gaumens zusammenhängen. Gleichzeitig erscheint etwas nach vorn eine kleine hohle Einstülpung des Gaumenepithels beiderseits von der Gaumenpapille,

welche nach oben, hinten und etwas nach außen wächst, bis ihr hinteres Ende sich mit dem unteren nach vorn gekehrten Endteile des Stensonschen Ganges vereinigt.

A. Pölzl (19) verwarf die Meinung von His (6b), daß bei der Umlagerung der Gaumenplatten aktive Muskelbewegungen mitspielen, und vertrat die Ansicht, die Umlagerung erfolge durch Wachstumsdifferenzen verschiedener Kopfbezirke.

Bei menschlichen Embryonen zwischen 17—37 mm SSl. erfahre das Gesicht und die Schädelbasis wichtige Veränderungen. Zunge und Unterkiefer sind zunächst klein. Wurzel und Rücken der Zunge stoßen dicht an die Schädelbasis. Die plumpe Zungenspitze liege im hinteren Teil der Mundhöhle, hinter dem Ende des Zwischenkiefers. Durch fortschreitendes Wachstum komme sie unter den Zwischenkiefer, schließlich unter die Oberlippe, und der Zungenrücken werde stark gekrümmt. Auch der Unterkiefer gelange durch starkes Wachstum vor die Ebene der Schnauze, so daß die Zungenspitze auf der Alveolarleiste des Unterkiefers liege.

Die Gaumenplatten entstehen als niedrige Leisten hinter dem Zwischenkiefer, d. h. im hinteren Teile der Mundhöhle.

Die Teilung des Nervus palatinus gebe die Grenze zwischen hartem und weichem Gaumen an. Die Anlage des harten Gaumens sei nach innen unten gerichtet und liege unter den Seitenteilen der Zunge, während die Anlage des weichen Gaumens senkrecht neben der Zunge absteige. Durch Wachstumsdifferenzen im Gesicht und der Schädelbasis gelange die Zunge endlich so weit nach vorn und unten, daß der Zwischenkiefer sowie die Anlage des harten Gaumens über ihr, der weiche Gaumen hinter ihr liege. Die Platten des harten Gaumens ändern dann ihre Form und wachsen oberhalb der Zunge in horizontaler Richtung median. Ihre vordersten Teile treffen sich eine Strecke hinter dem Zwischenkiefer; von da setzen sie sich nach vorn in zwei, jetzt erst vom vordersten Teile der Oberkiefer gegen die Mitte auswachsende Platten fort, die den Zwischenkiefer unterlagern und mit ihm die Stensonschen Gänge einschließen. Die Verwachsung des harten Gaumens schreite nach vorn und rückwärts fort, zugleich verwachse mit ihm das länger gewordene Septum; auch der weiche Gaumen schließe sich teilweise. Also werde die Schließung des sekundären Gaumens dadurch ermöglicht, daß die Zunge aus dem Raume zwischen den Gaumenplatten nach vorne hinauswachse, ohne von rückwärts in denselben hineinzugelangen.

Pölzl macht zugunsten dieser Behauptung geltend, daß die Bildung des sekundären Gaumens von den Amphibien bis zu den niederen Säugetieren durch Vorwachsen der Gaumenplatten in horizontaler Richtung geschehe. Die Annahme von Stellungsveränderungen der Gaumenplatten sei sehr wenig wahrscheinlich, ebenso die plötzliche Veränderung, wenn die Zunge sich durch Muskelaktion nach unten zurückziehe und die Gaumenplatten sich aus der vertikalen Stellung zur horizontalen aufrichten. Die Annahme aktiver Muskelkontraktionen bei Embryonen von 28—30 mm SSl. sei sehr gewagt. Die Zunge könnte infolge Wachstumsdifferenzen der Umgebung auch ohne aktive Bewegungen in ihre definitive Lage rücken. Zwischen den Gaumenplatten liege ein viel geringerer Teil der Zunge, als His vermutete, welcher auch die Höhe der Gaumenplatten und die Ausdehnung der Anlage des harten Gaumens überschätzt habe. Der größere Teil der Gaumenplatten gehöre dem weichen Gaumen an. Da die Richtung des in den weichen Gaumen einstrahlenden Ramus posterior des Nervus palatinus unverändert bleibe, auch wenn der harte Gaumen bereits über der Zunge liege, könne der weiche Gaumen nicht hinaufklappen. Der weiche Gaumen entstehe zweifellos durch Vorwachsen der Gaumenplatten zu schief frontal gestellten, von vorn oben nach hinten unten geneigten Platten. Wenn der weiche Gaumen sich durch direktes Vorwachsen gegen die Mitte schließe und ebenso der Teil des harten Gaumens, der den Zwischenkiefer unterlagert, so sei es unwahrscheinlich, daß der dazwischenliegende Teil des harten Gaumens sich auf eine völlig andre Weise schließe, zumal dieser Abschnitt gerade am kleinsten sei.

G. Schorr (22) kommt auf Grund seiner Studien an Affen-, Maulwurf-, Menschen-, Schwein-Embryonen zu Resultaten, die teilweise die Meinung von Dursy und His, andrerseits die Angaben von A. Pölzl bestätigen.

Die Anlage des sekundären Gaumens wachse weiter aus und ändere mit der Zeit ihre Lage, indem sie beiderseitig und gleichzeitig allmählich die horizontale Richtung annehme.

Die Gaumenumlagerung sei das Resultat einer Reihe komplizierter Prozesse, die auf dem Prinzip ungleichen Wachstums basieren. Es finde also nicht, wie A. Pölzl meint, eine Formänderung des an der früheren Stelle bleibenden Gaumens statt; denn bisher wurde kein Übergangsstadium beobachtet, wo die Zunge gesunken war und die Gaumenplatten anfingen, ihre Form zu wechseln. Die Zunge und die Gaumenplatten spielen in dem Prozesse der Umlagerung

ganz selbständige, streng koordinierte Rollen. Gegen His, welcher der Zunge eine leitende, dem Gaumen eine untergeordnete Rolle zusprach, hebt Schorr die Autonomie der Gaumenumlagerung hervor; denn er habe ein Stadium bei *Cercocebus cynomolgus* beobachtet, wo die Zunge noch über dem schon horizontalen Gaumen steht, ferner habe er bei Nasenaffen die Gaumenplatten über das horizontale Niveau cranialwärts umbiegen sehen. Der sekundäre Gaumen wachse anfangs nach innen und unten. Weiter aber müsse zu dieser Richtung der lebendigen Kraft eine neue, in Kreisrichtung wirkende Kraft kommen, deren Centrum nahe dem sog. primären Gaumen liege. Diese Kraft sei das Resultat einer lebhaften Proliferation des Mesenchyms, eines relativ anhaltenden Wachstums des medialen Teiles des sekundären Gaumens und eines Höhenwachstums des Oberkiefers, welches bis zur Verschmelzung der horizontalen Gaumenplatten anhalte. Der sekundäre Gaumen könne die horizontale Lage recht lange Zeit auch ohne Stütze beibehalten.

Mit A. Pölzl nimmt er an, daß Lageveränderungen der Zunge dem sekundären Gaumen die Möglichkeit gäben, die horizontale Stellung zu erreichen. Das Sinken und das Längenwachstum der Zunge sowie die Tendenz des Gaumens, sich emporzurichten, ermöglichen ein langsames Gleiten zwischen der Seitenfläche der Zunge und der Medialfläche der Gaumenplatte, eine beständige Anpassung aneinander und daneben eine allmähliche Umlagerung eines Teiles nach dem andern von vorn nach hinten.

2. Die Metamorphose der Mundhöhle.

A. Die Gaumenrinne.

Mit der Ausgestaltung der äußeren Physiognomie gehen sehr bedeutende Veränderungen der Mundhöhle einher, die durch die Volumsteigerung des Kopfes und aller seiner Bestandteile ermöglicht werden. Ich habe den Vorgängen besondere Aufmerksamkeit geschenkt, indem ich bei der Ausführung der Gesichtsmodelle jedesmal das Epithel der Mund- und Nasenhöhle zeichnete und in Wachs ausschnitt, so daß die Modelle nicht bloß die Ectodermmaske des Gesichtes, sondern auch die Ausdehnung der durch Nasenloch und Mund zugänglichen Höhlen bzw. deren epitheliale Wand (Taf. I, Fig. 8—10) wiedergeben. Außerdem habe ich mehrere Spezialmodelle der Epithelwand von Mund- und Nasenhöhle älterer Embryonen (um 20 mm Nstl.) bei stärkerer Vergrößerung hergestellt (Taf. II, Fig. 11, 12, 13), um die Bildung des Gaumens zu ergründen.

In den Gesprächen mit mir hatte mein verehrter Lehrer öfters den Umstand getadelt, daß die meisten Bearbeiter der Gaumenfrage ihr Interesse einseitig auf die Gaumenfortsätze konzentrierten. Er habe daher schon vor zwei Jahren von G. Aulmann eine gründliche Berücksichtigung der andern Merkmale anstreben und die Ansicht vertreten lassen, daß die Gaumenfortsätze die Mundhöhle in drei Abschnitte, den Mittelraum (oder Gaumenrinne) und die beiden Kaunischen teilen. Seinen Fingerzeigen folgend habe ich die Entstehung und die Metamorphose des Mittelraums eingehend verfolgt.

Bei den jungen Embryonen (Taf. I, Fig. 1, 2, 3; Taf. III, Fig. 20, 21) ist die Rachenmembran (Taf. III, Fig. 18, 19) zerstört und die seichte Mundgrube als ein kurzer und weiter Vorraum des flachgedrückten Vorderdarms entstanden. Ihre äußerlich sichtbaren Eigenschaften sind oben (S. 25) geschildert. Die Grenze beider Abschnitte ist wenigstens an der dorsalen Wand durch die Hypophyse gesteckt. Mundgrube und Vorderdarm sind winklig gegeneinander gestellt. Man erkennt das nicht bloß an den Längsschnitten, sondern auch an der mesodermalen Fläche der Gesichtsmasken (Taf. I, Fig. 8—10), von denen Fig. 8 und Fig. 10 die Innenseite des in Fig. 4, bzw. in Fig. 5 dargestellten Katzengesichtes zeigt. Das Munddach steigt von der Oberlippe in einer zur Gesichtsfläche ziemlich schrägen Richtung bis zur Hypophyse (*h*) auf und geht hier fast unter einem rechten Winkel in den parallel dem Hinterhirn verlaufenden Vorderdarm (*vd*), dessen Paukenhöhlenanlage (*ct*) an den Modellen deutlich sichtbar ist. Hinter den Paukenhöhlentaschen biegt der Schlund in der Gegend des Kehlkopfes wieder fast unter einem rechten Winkel ab (Taf. III, Fig. 23), um als Speiseröhre in den Rumpf einzutreten.

Die Mundhöhle der rekonstruierten Modelle (Taf. I, Fig. 8—10) stellt keinen einheitlichen Raum mehr vor; denn sie beginnt sich in die drei von Aulmann unterschiedenen Abschnitte zu gliedern, die vorderhand kurzen, an den Modellen (Taf. I, Fig. 8—10) noch nahe der inneren Maskenfläche liegenden Anlagen der Kaunischen (*kn*) und den tiefer einragenden Mittelraum (oder Gaumenrinne). An der rechten Seite der Modelle (Taf. I, Fig. 8—10) ist durch den starken Schatten die Eindellung des Munddaches kenntlich, welche den Mittelraum beiderseits von der Kaunische (*kn*) abhebt, und man sieht das Dach des Mittelraumes in stärkerer Wölbung über die transversal gerichteten Kaunischen hervortreten. Meine Modelle decken sich nach allen wesentlichen Formcharakteren mit den Rekonstruktionen von Aulmann (2, Taf. VI, Fig. 33, 36): ebenso wie an

dessen Modellen zieht der hintere Rand der lateral ausladenden Kaunischen medial gegen den Vorderdarm, welcher abgesehen von den lateralen Aussackungen der Paukentaschen weniger breit ist, als die Mundhöhle.

Die beiden Nasenschläuche (*N*) liegen als schmale Epithelsäcke vor der Mundhöhle. Wir sehen (Taf. I, Fig. 8—10) hauptsächlich auf ihre dorsale, später zum Cribrum entfaltete Kante. Ihr Choanengang (*cg*) steht ziemlich senkrecht auf dem vorderen, von AULMANN parachoanale Wand genannten Bezirke (*pch*) des Mund- bzw. Mittelraumdaches und mündet hier durch die Choanen (Taf. I, Fig. 5).

Am Mundboden ist die Dreigliederung der Mundhöhle gleichfalls abzulesen. Ein kleiner stumpfer Wulst, die Zungenanlage (*z*), springt

Fig. 16—18.

Fig. 16—18. Querschnitte durch die Mundhöhle eines Katzenembryos von 6,6 mm Kpfl. und 11 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 5 u. 5*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 16—17 = 180 μ, der Fig. 17—18 = 360 μ. *ul* Unterlippe; *z* Zungenwulst.

als solides Gegenstück in den dorsal ausgebogenen Mittelraum. Ihre freie Spitze hinter der Unterlippe liegt der kurzen parachoanalen Wand gerade gegenüber. Die Querschnitte (Fig. 16—18) bezeugen das eben geschilderte Relief der Mundwand durch einfache Konturlinien. Die Neigung der parachoanalen Wand (*pch*) des Mittelraumes gegen den Rachen oder die äußere Gesichtsfläche scheint individuellen und specifischen Verschiedenheiten zu unterliegen. Wenigstens steigt sie bei einem Katzenmodelle (Taf. I, Fig. 9) und bei den Schafmodellen (AULMANN Taf. VI, Fig. 33—35) ziemlich steil, bei den andern Modellen (Taf. I, Fig. 8 u. 10) weniger schräg von der Lippe auf. Der Wulst der künftigen Muskelzunge ist anfangs plump, seine Vorderfläche abgerundet und wenig von der Umgebung differenziert. Bei etwas älteren Embryonen hebt er sich besser ab, weil die Zungenspitze gegen die Unterlippe vordringt. Da der Zungenwulst das morphologische Gegenstück der Gaumenrinne ist, treten beide Differenzierungen am Boden und Dache der Mundhöhle gleichzeitig, anfangs freilich etwas verschwommen auf, mit ihnen

werden zugleich die Seitenflügel oder Kaunischen der Mundhöhle, d. h. die lateral von Zungenwulst und Gaumenrinne befindlichen Teile der Mundwand abgegrenzt (Fig. 16—18).

An der Physiognomie sind diese Ereignisse durch die Näherung der Lippenränder (Taf. I, Fig. 4 u. 3) kenntlich. Je mehr die Lippen sich nähern, um so enger wird die Formspiegelung zwischen dem Boden und Dache der Mundhöhle. Das fortschreitende Wachstum des Kopfes bedingt die Vergrößerung der Mundhöhle und schafft Raum für die Entfaltung der Mittelzone derselben. Dem immer mehr vorspringenden Zungenwulst entspricht der sich im gleichen Maße erweiternde Mittelraum am Munddache, und die der Zungenwölbung im morphologischen Spiegelgebilde gleichsinnige Krümmung seiner

Fig. 19—24.

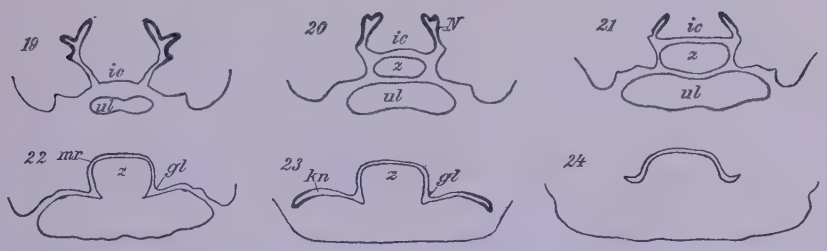


Fig. 19—24. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 7,4 mm Kpfl. und 12 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 6 u. 6*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 19—20 beträgt 360 μ, der Fig. 20—21 = 140 μ, der Fig. 21—22 = 320 μ, der Fig. 22—23 = 160 μ, der Fig. 23—24 = 540 μ. *gl* Grenzleiste; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaunische; *mr* Mittelraum; *ul* Unterlippe; *z* Zunge.

Wand führt dessen schärfere Abgrenzung durch die gegen die seitlichen Zungenfurchen vorspringenden Grenzleisten (*gl*) herbei. Das geschieht in der Periode, sobald die Physiognomie des Katzengesichtes anklingt (Taf. I, Fig. 6 und Textfig. 19—24).

Einen guten Einblick in die Verhältnisse gewährt das Modell der Mundwand (Taf. II, Fig. 11, 11*a*) eines Katzenembryos, der etwas weiter als der Embryo der Gesichtsmaske (Taf. I, Fig. 6) entwickelt war. Ausgewählte Schnitte der Serie sind in den Textfiguren 25—30 dargestellt. Das Modell ist längs der Mundwinkelrinne gespalten, damit Dach und Boden auseinandergeschoben und gesondert betrachtet werden können. An dem Querschnitte des Munddaches sind die Grenzleisten (*gl*) im Profil sichtbar. Ihr Verlauf gegen den Lippenrand (*ol*) ist an der Fig. 11*a* (Taf. II) direkt und oben an der Außenansicht des Modelles an den seitlichen Furchen (*fg*) zu beiden Seiten des Mittelraumes (*mr*) zu sehen; die Kaunischen (*kd*) haben sich dorsal aufgekrümmt. An der Bodenhälfte des Modells springt

der Zungenwulst (*z*) über die ventrale Wand (*kb*) der Kaunischen hervor. Von der Mundhöhle aus betrachtet, säumen die beiden Gaumenleisten (*gl*) den Mittelraum ein, welcher, wie der Längsschnitt (Taf. III, Fig. 24) im Vergleich zu den Längsschnitten (Taf. III, Fig. 21, 22) bezeugt, fast auf das Doppelte seiner sagittalen Länge (zwischen dem Oberlippenrand und Hypophyse) ausgedehnt wurde. An diesem Wachstum ist besonders die parachoanale Wand beteiligt; denn die

Fig. 25—30.

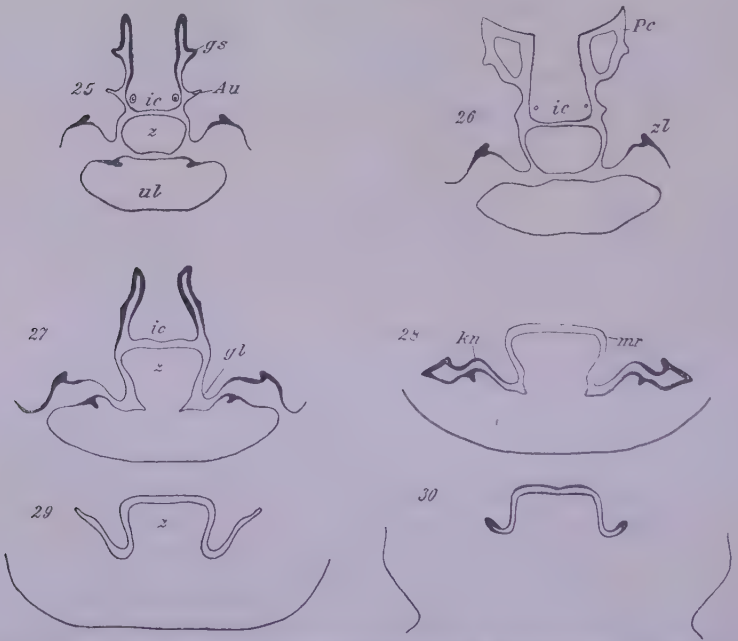


Fig. 25—30. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von fast 20 mm Nstl. (Taf. II, Fig. 11 u. 11*a*). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig 25—26 beträgt 360 μ, der Fig. 26—27 = 440 μ, der Fig. 27—28 = 360 μ, der Fig. 28—29 = 520 μ, der Fig. 29—30 = 400 μ.
Au Aulax; *gl* Grenzleiste; *gs* Saktergesimse; *ic* Interchoanalstreif *kn* Kaunische; *mr* Mittelraum *ul* Unterlippe *z* Zunge.

beim Embryo (Taf. I, Fig. 5) als rundliche Löcher angelegten Choanen sind jetzt in zwei schmale Schlitze (*ch*) und ungefähr auf das Vierfache ihres ursprünglichen Durchmessers ausgezogen.

Die dem Zungenwulst bzw. der Bodenfläche der Kaunischen parallel gerichtete Krümmung des Munddaches ist bisher wenig gewürdigt worden, weil man sie nicht aus derselben dorsalen Richtung betrachtete, wie den Mundboden, sondern meist entgegengesetzt von der ventralen Seite (Taf. II, Fig. 11*a*). Dann erscheint das Munddach wie eine negative Matrize, welche über das positive Relief

des Mundbodens gestülpt ist. Wenn man jedoch das rekonstruierte Modell, das die epitheliale Wand der Mundhöhle allein berücksichtigt, von außen d. h. von der Mesodermseite her (Taf. II, Fig. 11 oben) ansieht, so wird deutlich, daß das Munddach dem Mundboden durchaus homolog gekrümmt ist. (Fig. 25—30.)

Das eben in Wort und Bild geschilderte Relief der Mundhöhle ist seit langem bekannt; seine Deutung aber blieb konventionell in dem Rahmen des ersten Versuches, welchen Dursy 1869 gemacht hatte. Nachdem er damals die Grenzleisten des Mittelraumes als Gaumenfortsätze bezeichnet und als die notwendigen Vorstufen für die Ausbildung des sekundären Gaumens erklärt hatte, wurde seine Meinung getreulich wiederholt, obwohl sie weder durch seine Beobachtungen, noch durch die späteren Forscher (His, Nussbaum, Pölzl, Schorr) begründet war. Ich will daher versuchen, eine bessere Interpretation vorzutragen, indem ich auf die außerordentliche Schmalheit der Mundlichtung und die aus den Schnitten (Fig. 16—30) abzulesende Formspiegelung vom Boden und Dach Gewicht lege. Das Studium vieler Querschnittserien durch Stadien, welche den Textfiguren 19—30 entsprechen, sowie das Modell (Taf. II, Fig. 11, 11*a*) hat mich überzeugt, daß man die Wülste (*gl*), welche den Mittelraum einsäumen, nicht als »Gaumenfortsätze« bezeichnen darf, weil sie unbedeutende Relieferhebungen des epithelialen Munddaches sind, welche den an eine kräftige Plastik gemahnenden Namen: Fortsatz gar nicht verdienen. Sie entstehen auch nicht durch aktives Vorwachsen eines bestimmten, etwa hufeisenförmigen Epithelstreifens, sondern lediglich als morphologische Konsequenzen des Umstandes, daß drei, transversal nebeneinanderliegende Streifen der Mundwand (diese Angabe bezieht sich sowohl auf das Dach als den Boden derselben) in verschiedenem Grade dorsal gekrümmt werden. Daher setzt sich der dorsal gewölbte Mittelraum bzw. der Zungenwulst durch zwei niedrige Grenzleisten bzw. Zungenfurchen von den wenig gekrümmten Seitenflügeln oder Kaunischen ab.

Der Stilcharakter der ganzen vorhergehenden Embryonalentwicklung liegt in der engen Formabhängigkeit vom Mundboden und Munddach. Auch wenn allmählich die Wand der Mundhöhle dank der Volumenvergrößerung des ganzen Kopfes umfangreicher und lebendiger modelliert wird, schwindet die gegenseitige Formspiegelung der dorsalen und ventralen Wand nicht, sie bleibt vielmehr bis zu dem Zeitpunkte bestehen, wo die Bildung des sekundären Gaumens erfolgt.

Während der Entwicklung der Zunge, bzw. des Mittelraumes

oder Gaumenrinne und der Kaunischen wachsen die Parachoanalwand des Munddaches, sowie die angrenzenden Nasenschläuche ansehnlich. Die bei allen Embryonen ziemlich nahe dem Rande der Oberlippe liegenden Choanen, die anfangs rundliche Öffnungen (Taf. I, Fig. 4, 5) waren, strecken sich zu langen sagittalen Schlitzen. Daraus geht deutlich hervor, daß gerade die Zone der Choanen bzw. der Parachoanalteil des Munddaches vergrößert wird. Den Nasenschläuchen, welche früher hauptsächlich die Anlage des Cribrums besaßen, wird jetzt die Muschelregion angefügt, und die Stammzone der letzteren mündet mit den langen Choanen. Das bedeutende Wachstum der Nasenschläuche ist sicher auch der Grund, weshalb das Nasenlippenfeld schnauzenartig vorgetrieben wird (Taf. I, Fig. 6).

Da die Zungenspitze von jeher der parachoanalen Wand gegenüber lag, so hat sie der durch neues Wachstum hinzugefügten Strecke der Mundwand auch die Besonderheit der Grenzleisten und Gaumenrinne aufgeprägt. Die beiden Choanen öffnen sich daher in den oralen, schräg abfallenden Teil der Gaumenrinne (Taf. II, Fig. 11*a*).

B. Der geschlossene Gaumen.

Mit einem Male schwindet im Stadium zwischen Modell 6 und 7 (Taf. I) die eben geschilderte morphologische Abhängigkeit und es tritt mit der forteilenden Größenzunahme eine Erweiterung und Umformung der Mundhöhle bzw. der Epithelwand derselben ein. Dach und Boden werden mehr voneinander entfernt, so daß sie in gesonderter Formrichtung sich entfalten. Ihre nicht mehr in so strengem Spiegelbilde erfolgende Veränderung bereitet allmählich den Zustand vor, welcher für die Erledigung des Kaugeschäftes notwendig ist.

Alle Welt hat bisher die Meinung geteilt, daß die sog. Gaumenplatten dabei aus ihrer vertikalen Richtung in die horizontale Lage übergeführt werden. Wenn man aber die Beweisgründe für die herrschende Ansicht kritisch abwägt, so erstaunt man, daß die Stellungsänderung noch von keinem Forscher aus eigener Anschauung beschrieben worden ist. Alle haben teils Querschnitte durch die offene Gaumenrinne, teils durch den fertigen Gaumen mit der Verwachsungsnaht abgebildet, die dazwischenliegenden Vorgänge aber sind noch nie beobachtet worden.

Nachdem Prof. Fleischmann mich auf die bedenkliche Lücke der Beweisführung aufmerksam gemacht hatte, bin ich mit fester

Absicht darauf ausgegangen, möglichst viele Embryonen aus dem kritischen Stadium (Embryonen von 18—20 mm Sstl.) in Querschnitte zu zerlegen, um die Phasen der Verwachsung aufzufinden. Zwar habe ich meinem Ziele zuliebe viele Serien umsonst geschnitten, jedoch endlich ist meine Beharrlichkeit belohnt worden: ich fand vier Katzenembryonen, bei welchen sich die Metamorphose des Munddaches wenigstens so weit erkennen ließ, daß ich eine oppositionelle Stellung gegen die landläufige Ansicht einnehmen kann.

Fig. 31—34.

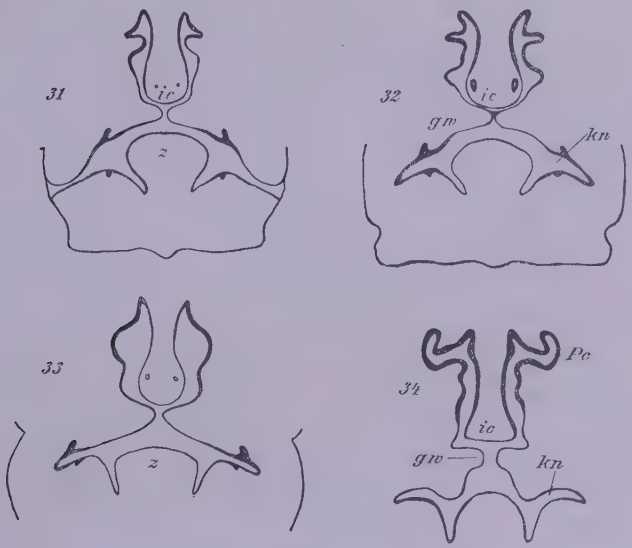


Fig. 31—34. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 19 mm Nstl. (Taf. II, Fig. 12). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 31—32 beträgt 250 μ, der Fig. 32—33 = 300 μ, der Fig. 33—34 = 350 μ.

gw Gaumenbrücke; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaunische; *Pc* Procribrum; *z* Zunge.

Das Modell der Mundwand (Taf. II, Fig. 12) von einem Katzenembryo 19 mm Nstl. gab mir die Anhaltspunkte.

Dasselbe ist in gleicher Weise wie Modell Fig. 11 (Taf. II) zerlegt, d. h. die Mundwand ist längs der Mundwinkelrinne durchschnitten, so daß Dach und Boden gesondert betrachtet werden können. Ausgewählte Schnitte der Serie sind in den Textfig. 31—34 abgebildet. An den letzteren ist die Erweiterung der Mundhöhle direkt ersichtlich. Man vergleiche nur Figur 32—34 mit Figur 26—28. Die Zungenfurchen (*zf*), welche (Taf. II, Fig. 11) zu beiden Seiten der Zunge offen lagen, sind (Taf. II, Fig. 12) auffallend verengt, so daß die Zungenwurzel gewissermaßen zwischen die beiden Boden-

streifen (*kb*) der Kaunischen versinkt. Die Querschnitte (Fig. 35—39) offenbaren ein späteres Stadium der Veränderung: die früher fast senkrecht (Fig. 27) abfallenden Seitenwände der Zunge sind hier konvergierend schräg gestellt. Bloß die Zungenspitze (Fig. 31, 35, 36) steht über den Bodenstreifen der Kaunischen.

Fig. 35—39.

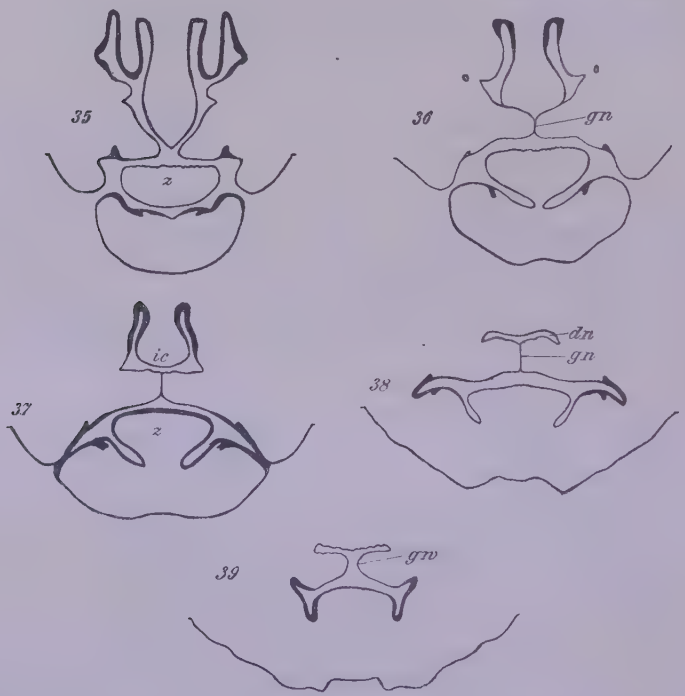


Fig. 35—39. Querschnitte durch die Nasen- und Mundhöhle eines Katzenembryos von 22 mm Nstl. (Taf. I, Fig. 7 u. 7*a*. Taf. II, Fig. 13). Vergr. 9/1. Der Abstand der Fig. 35—36 beträgt 450 μ, der Fig. 36—37 = 500 μ, der Fig. 37—38 = 600 μ, der Fig. 38—39 = 500 μ.
dn Ductus nasopharyngeus; *gn* Gaumennaht; *gw* Gaumenbrücke; *ic* Interchoanalstreif; *kn* Kaunische; *Pc* Procribrum; *z* Zunge.

Am Munddache sind die Grenzleisten (*gl*) nur im hinteren Abschnitt (Taf. II, Fig. 12) vorhanden, unter der Choane aber verstrichen. Daher zieht das Kaunischendach mit geringerer Wölbung (Fig. 34) von den Leisten seitwärts, weiter vorn (Fig. 31—34) fehlt dem Munddache jede Spur der früher vorhandenen Grenzleisten (Fig. 25—29) und die Gaumenrinne ist unter dem vorderen Teile der Choanen verschwunden. Das zugleich breiter gewordene Kaunischendach steigt schräg gegen die schmalen Vorsprünge (*gw*) unter den Choanen auf. Dem Munddach und Mundboden ist also die

frühere Formspiegelung genommen. Statt der als Gaumenplatten (*gl*) bezeichneten, ventral gefalteten Streifen des Munddaches findet man je eine dorsal konvexe Krümmung.

Nach meinem Urteile sind die sog. Gaumenplatten nicht dadurch verschwunden, daß sie aus der vertikalen Stellung in die horizontale Lage übergingen; denn sie verdienen den Namen: »Platten« bloß im übertragenen Sinne. Es sind nicht frei in die Mundhöhle herabhängende Fortsätze, wie man etwa von den Extremitätenfortsätzen spricht, sie lassen sich daher auch nicht gleich einem in der Mundhöhle liegenden Fremdkörper verschieben. Die sog. Gaumenplatten sind vielmehr integrierende Reliefmerkmale der Mundwand von sehr geringer reeller Höhe, welche durch die Gliederung der Mundhöhle in den Mittelraum und die beiden Kaunischen notwendig entstehen. Daher ist es ausgeschlossen, daß sie sich in der von Dursy und His vermuteten Weise plötzlich in die horizontale Lage begeben. Die aus Fig. 12 (Taf. II) und den Schnitten (Fig. 31—34) ersichtliche Veränderung des Formbildes kann nur durch eine Ummodellierung der gesamten Mundwand erklärt werden.

Ich stelle mir vor, daß die Entfernung des Zungenrückens von dem zwischen den beiden Choanen liegenden (interchoanalen) Streifen (*ic*) des Gaumenrinnendaches, dem er (Fig. 25—27) vorher sehr nahe gelegen war, durch Erweiterung der Mundhöhle, bzw. durch lebhaftes Wachstum der Mundwand eingeleitet wird. Wie sich der Mundboden durch Vertiefung der Zungenfurchen und die zunehmende Versenkung der Zunge verändert, so daß eine geringfügige Ausweitung der Mundhöhle in ventraler Richtung die Folge sein muß, so erhebt sich das Munddach in etwas höheres Niveau durch Neuformung des ganzen Dachreliefs. Während in den jüngeren Stadien das Dach von den Mundwinkeln gegen die Gaumenleiste mehr oder minder gekrümmt einwärts zog und dann mit scharfer Biegung als Seitenwand und Decke des Mittelraumes dorsal verlief, steigt es jetzt von dem Oberlippenrande bzw. den Mundwinkelrinnen schräg empor zu zwei dicht unter den Choanen bzw. dem Dache der früheren Gaumenrinne vorspringenden, horizontalen Wülsten, welche in keiner Hinsicht mit den Gaumenleisten identisch, aber als die Vorbedingung für die Herstellung des Gaumendaches der Säugetiere anzusehen sind; denn sie stehen (Fig. 31—34) einander sehr nahe und berühren sich bald (Fig. 36—38) in medianer Epithelnaht. Der Grund, weshalb ich diesen Wülsten den morphologischen Wert »eigentlicher Gaumenbrücken« (*gw*) zuspreche und

sie durchaus verschieden von den Gaumenleisten (*gl*) erachte, liegt in dem Umstande, daß an dem Modelle (Taf. II, Fig. 12) die Gaumenleisten (*gl*) im hinteren Teil des Munddaches noch vorhanden sind, während sie vorn unter den Choanen und vor denselben fehlen. Ich sehe die Gaumenleisten in dem gleichen Abstande wie am Modell (Taf. II, Fig. 11) von der hinteren Mundgrenze als niedrige Epitheleerhebung oral ziehen, aber in zunehmendem Maße abflachen und bald ganz verstreichen. Daher nehme ich an, in dem Abschnitte des Munddaches, wo sie jetzt vermißt werden, seien sie wahrscheinlich auf einem Embryonalstadium, das mir zufälligerweise nicht zu Gesicht kam, verschwunden, weil eine neue Modellierung des bisher in die Form der Gaumenleisten und Gaumenrinne geprägten Epithelbezirkes erfolgte, etwa in der Weise, daß der ventrale Rand der Gaumenrinne sich ausweitete, während die Seitenwände median in das bisher vom Zungenwulste erfüllte Lumen einbogen. Die mediane Vorwölbung (*fw*) ist an der hinteren Schnittfläche und der rechten Seitenwand des Modelles (Taf. II, Fig. 12) deutlich wahrzunehmen.

An den Modellen überzeugt man sich in der Tat von der Umgestaltung der ganzen Mundwand. Die Gaumenleisten bilden nur die auffallende Grenze zwischen den verschieden gekrümmten Abschnitten des Munddaches. Weil der Mittelraum (*mr*) eine andre Krümmung besitzt, als die Kaunischen, so liegt zwischen beiden eine Grenzzone, welche von Dursy einem Fortsatze verglichen wurde, aber kein wirklicher Fortsatz, sondern ein Biegungsrand ist. Nebenbei bemerkt erscheint der Biegungsrand um so länger und einem Fortsatze ähnlicher, je schräger die Schnittebene steht. In der durch das Modell Fig. 12 (Taf. II) charakterisierten Embryonalperiode erfolgen aber andre Biegungen der Mundwand, indem das Kaunischendach eine von der Mundwinkelrinne schräg ansteigende Neigung (Fig. 31—33) statt der früheren queren Richtung (Fig. 25—28), welche übrigens im hintersten Abschnitte der Mundhöhle (Fig. 34) noch erhalten ist, gewinnt und die lateralen Wände der Gaumenrinne median vorgetrieben werden. Der scharfe Knickungswinkel des Munddaches in der Gegend der Gaumenleisten (Fig. 27) schwindet damit und macht den neuen, in einem viel höheren Niveau liegenden Gaumenbrücken Platz. Die neue Modellierung erstreckt sich längs des Bereiches der Gaumenrinne. Am lebhaftesten setzt sie im oralen Teile derselben ein, später kommt sie in dem caudalen Teil zur Geltung, daher sieht man an dem Modelle Fig. 12 (Taf. II) noch die hinteren Spuren der Gaumenleisten (*gl*).

Beide, sowohl Gaumenleisten als Gaumenbrücken (*gw*) sind symmetrische Differenzierungen des Munddaches und gehen oral hinter der Oberlippe nicht ineinander über (Taf. II, Fig. 11 *a*). Die Gaumenrinne ist hier weniger scharf abgegrenzt, ihr zwischen den Choanen liegender Dachstreifen (*ic*) fällt etwas geneigt gegen die Oberlippe (*ol*) ab.

Wahrscheinlich werden die unterhalb der Choanen neu entstehenden Gaumenbrücken der seitlichen Gaumenrinnenwand dieselbe Eigenschaft teilen. Ich vermute dieses Verhalten, obwohl ich keine direkte Beobachtung machen konnte, nach dem in dieser Gegend später herrschenden Relief. Im Stadium des Modells (Fig. 12, Taf. II) verdecken die Gaumenbrücken (Fig. 31) die Choanen und bilden die ventrale Begrenzung eines über der Mundhöhle liegenden, dorso-ventral sehr niedrigen Querraumes, welcher als Anlage des Ductus nasopharyngeus unter den Nasenschläuchen gegen den Pharynx zieht. Die hier flachen Gaumenbrücken divergieren unter den oralen Choanenecken ein klein wenig, so daß eine schmale, spitzwinkelige Insel des Daches zwischen ihnen vorragt. Hinter derselben sind sie eine Strecke (450 μ) getrennt und lassen einen engen Zugang zur Lichtung des Ductus nasopharyngeus frei. Dann verschmelzen sie auf eine Länge von 250 μ, hinten klaffen sie wieder.

Die Stelle, wo die neu entstandene Lichtung des Ductus nasopharyngeus mit der Mundhöhle kommuniziert, ist als Mündung des Stensonschen Ganges bekannt. Beecker hat sie in Anlehnung an Nussbaum früher als Rest der primitiven Choane angesprochen. Ich beseitige jetzt seine Deutung und plädiere dafür, die Mündung des Stensonschen Ganges als einen persistierenden Spalt zwischen dem oralen Ende der Gaumenbrücken anzusehen, weil die Choanen an dem Modelle etwas höher stehen und das Lumen des Nasenrachenganges durch eine deutliche transversale Einbuchtung des Mundepithels abgegrenzt ist. Erst oberhalb derselben liegen die Choanen. Wenn ich die Gaumenbrücken mit voller Bestimmtheit als neue Differenzierungen im Gegensatze zu den Gaumenleisten erkläre, so leitet mich die Erwägung, daß die Lichtung des mit ihnen entstehenden Ductus nasopharyngeus eine ganz andre Gestalt hat als die Gaumenrinne der Larvenzeit. Sie ist nicht bloß viel niedriger, sondern auch schmäler. Nach den beiden Modellen (Taf. II, Fig. 11, 12) beurteilt, ist die Querausdehnung des Ductus nasopharyngeus um $^1/_4$ geringer als die transversale Breite der Gaumenrinne. Das spricht doch unleugbar dafür, daß eine radikale Veränderung der

Dimensionen des Munddaches statt hatte, welche bloß durch eine wirkliche Neumodellierung erklärt werden kann. Die Betrachtung des Modells von der Mesodermseite her läßt die Einbuckelung (*fw*) der seitlichen Gaumenrinnenwand als einen neuen morphologischen Charakter noch viel besser erkennen, als es an der Fig. 12 (Taf. II) sichtbar ist.

Anfangs ist die in die Lichtung der larvalen Gaumenrinne einragende Vorwölbung der Rinnenseitenwand, welche ich kurz die Gaumenbrücke (*gw*) nannte, sehr schmal (Fig. 32), aber später wächst sie dorso-ventral (Fig. 36—38), so daß eine höhere Gaumennaht (*gn*) (Fig. 13, Taf. II) entsteht. Der Ductus nasopharyngeus wird zugleich breiter und das geschlossene Gaumendach der Mundhöhle wird flacher, weil der frühere Gegensatz der ungleich gekrümmten drei Zonen (Gaumenrinne und Kaunischen) gänzlich schwindet. Damit ist der ungefähr parallele Verlauf des Munddaches und des Ductus nasopharyngeus erreicht. Die plastische Metamorphose der Mundwand geht mit einer allgemeinen Vergrößerung der Mundhöhle einher, deren Notwendigkeit durch die alsbald einsetzende Entwicklung der Zahnanlagen und die embryonalen Vorbereitungen für die Tätigkeit des Gebisses begreiflich ist. Ebenso wachsen die Nasenschläuche und ihre nunmehr in den Ductus nasopharyngeus schauenden Choanen sehr lebhaft.

Die bisherige Lehre, daß der Ductus durch Verwachsen paariger Gaumenanlagen entstehe, bleibt also unangetastet. Meine Darstellung richtet sich nur gegen die bisher ohne jeden sachlichen Beweis herrschende Vermutung, daß die bei Embryonen unter 18 mm Nstl. vorhandenen Grenzleisten bereits die Anlagen des Gaumens seien und sich zur medianen Verschmelzung aus der vertikalen in die horizontale Lage aufrichten.

R. Fick (7, S. 305) allein hat den Gedanken ausgesprochen, daß der auf einem von Dursy abgebildeten Frontalschnitt durch den Kopf eines 3 cm langen Schweineembryos sichtbare Wulst der vertikal stehenden Gaumenplatten, welchen Dursy primitiven Gaumenfortsatz nannte, bei weiterem Wachstum eine Gaumenplatte bilden würde, welche gleich anfangs an der richtigen Stelle, nämlich über der Zunge stünde. Doch schränkte er die gute Bemerkung durch den Zusatz ein: Dursy freilich lasse den bleibenden Gaumen durch Heraufklappen der vertikalen, die Zunge zangenförmig umgreifenden Gaumenplatten, bzw. durch aktives Tiefertreten der Zunge unter die Platten zustande kommen.

III. Mißbildungen des Gesichtes.

Unleugbar hatte die traditionelle Ansicht über die Gesichtsbildung ihre stärkste Stütze in den teratologischen Befunden, welche auch heute noch viele Pathologen und Chirurgen für den veralteten Standpunkt von J. F. Meckel (S. 6) gewinnen.

Die Verunstaltungen der kindlichen Physiognomie hatten längst das Entsetzen der Laien und Ärzte erweckt und man hatte den ungewohnten Anblick durch Vergleich mit tierischen Gesichtern, z. B. Hasenscharte, Wolfsrachen zu schildern gesucht. Obgleich die Analogie durchaus unzutreffend war, unterstützten die schlecht gewählten Namen die Neigung, das verunstaltete Gesicht als eine niedrige Stufe der physiognomischen Entwicklung einzuschätzen. Nachdem die Teratologen die Gesichtsstörungen als Folgen mangelhafter oder ausgebliebener Verwachsung von getrennten paarigen Anlagen hingestellt hatten, schienen eben diese Fälle die Existenz embryonaler Gesichtsspalten und Gesichtsfortsätze so augenscheinlich zu demonstrieren, daß die Berufung auf die in den Kliniken gemachten Erfahrungen die Angaben der Embryologen über allen Zweifel hob. Die unzureichenden Untersuchungen der kleinen Embryonen bestätigten lange Jahrzehnte diese Deutung; daher konnten von den Pathologen und Chirurgen die Mißbildungen und die vermeintliche Entwicklung des normalen Gesichtes in ein sich wechselseitig ergänzendes System geordnet werden und die Anhänger desselben bewegten sich fast ein Jahrhundert lang in einem trügerischen Circulus vitiosus, indem sie die teratologischen Fälle als Beweise für die normale Ontogenie und den embryologischen Befund als Erklärung für die Bildungshemmung abwechselnd gebrauchten. Zur Charakteristik dieser Denkweise führe ich die Darstellung von Ahlfeld und Kitt hier an.

Ahlfeld (1) sagt:

In der 4. Woche der Entwicklung liegt in der Mitte des Gesichtes eine große Höhle, die nach unten durch den primitiven Unterkiefer, nach oben durch den Stirnfortsatz mit seinen beiden Nasenfortsätzen begrenzt wird. Die Seitengrenzen sind teilweise der Unterkiefer, teilweise die noch nicht vereinigten Oberkieferfortsätze. Nach oben und außen steht diese Höhle durch Spalten in Verbindung mit den Nasengruben. Zur Anlage des Auges führt die Spalte zwischen äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens (Fig. 1, S. 8). Vereinigen sich diese Spalten im Laufe der Entwicklung nicht, geht die primäre Anlage der Augen zugrunde, oder bleibt sie rudimentär, dann entsteht das Bild der totalen Gesichtsspalte.

Einige Zeit später in der Entwicklung stellt der Stirn-Nasenlappen einen kleinen keilförmigen Anhang dar. Zu beiden Seiten desselben zieht sich schräg

nach oben und außen nach den Augenblasen hin die obenerwähnte Spalte, die Gesichts-Nasenspalte resp. Augennasenspalte. Normalerweise schließt sich dieselbe vollständig, abnormal persistiert sie. Verbindet sich das Zwischenkieferbein nicht mit den Nasenfortsätzen, dann entsteht die große Gesichtsspalte. Diese Spalte erstreckt sich entsprechend der embryonalen Spalte zwischen Stirnfortsatz und Oberkieferfortsatz bis zum inneren Augenwinkel.

Wenn die Oberkieferfortsätze sich nicht vollständig vereinen und das Zwischenkieferbein in seiner Entwicklung zurückbleibt, dann entsteht die mittlere Lippen- resp. Gaumenspalte.

Schließt sich in der 9. und 10. Woche durch Annäherung der Gaumenteile der Oberkieferfortsätze des 1. Kiemenbogens die embryonale Gaumenspalte nicht, dann bleibt eine Spalte, die mit der darüberliegenden Nasenhöhle kommuniziert, die Gaumenspalte. Da in solchen Fällen die Oberkieferfortsätze auch mit dem Zwischenbein sich nicht vereinigen, so ist die Gaumenspalte meist mit einer doppelten oder einfachen Kieferspalte gepaart, an die sich dann auch die Lippenspalte anschließt.

Das Unterbleiben der Verwachsung der Unterkieferfortsätze des 1. Kiemenbogens verursacht eine Spalte des Unterkiefers, die natürlich auch die Unterlippe betrifft.

Th. Kitt (12) gibt im Lehrbuche der pathologischen Anatomie für Tierärzte folgende Darstellung:

Die mediane Hasenscharte kommt dadurch zustande, daß die medialen Wände der inneren Nasenfortsätze sich bloß bis zur Berührung nähern, aber nicht ganz verwachsen.

Obwohl bei den Huftieren die Verwachsung vollständig erfolgt, bleibt manchmal bei der Oberlippe und dem Nasenspiegel eine geringe Kerbe bestehen, wie sie physiologisch bei Nagern und Raubtieren gegeben ist.

Die seitliche Lippen- und Kieferspalte entsteht, wenn der laterale Nasenfortsatz mit dem Oberkieferfortsatz nicht völlig verwächst und das untere Ende der Tränenfurche oder die Nasenfurche rinnig bleiben.

Die schräge Gesichtsspalte repräsentiert sich einfach als ein Offenbleiben der Tränenfurche.

Mangelhafte Vereinigung der Gaumenplatten des Oberkieferfortsatzes bringt als Mißbildung die Gaumenspalte (Wolfsrachen) zur Schau. Verwachsen die Oberkieferfortsätze nicht mit dem Zwischenkieferbein oder vereinigen sich die inneren Nasenfortsätze nicht, so haben wir als Resultat die Lippenkieferspalte.

Die Nichtvereinigung der Unterkieferfortsätze ruft eine Spalte, die Unterkieferspalte hervor. Dabei kann gleichzeitig die Zunge gespalten sein. Die Wangenspalte oder Großmaul erklärt sich daraus, daß die Furche zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz nicht überbrückt wird.

Eine zu weitgehende Verwachsung der Haut, welche die Kieferfortsätze überzieht, kann die Mundbucht so verengern, daß Mikrostomie entsteht oder auch gänzlicher Verschluß der Mundöffnung, Astomie stattfindet.

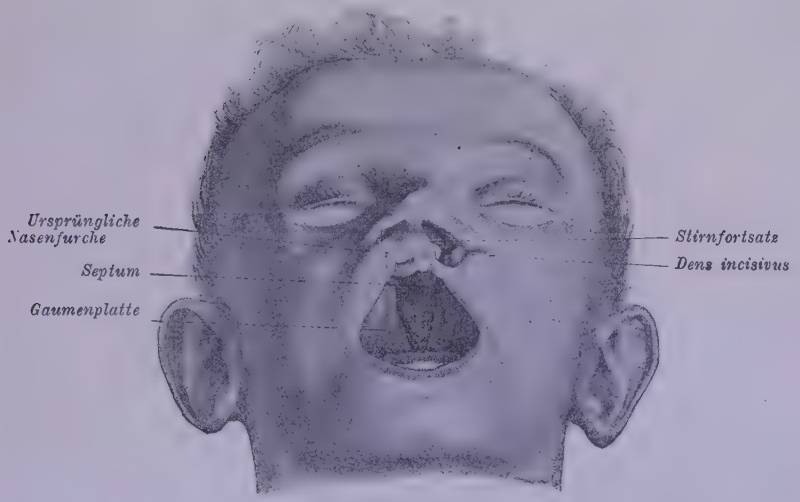
Um wenigstens ein anschauliches Beispiel zu geben, füge ich in Fig. 40 einen Fall von Mißbildung des Gesichtes und Gaumens bei, welchen O. Schultze (23, S. 216) folgendermaßen erklärt:

Die vom rechten Nasenloche abwärts laufende, narbenähnliche Furche gebe die Richtung der ursprünglichen Nasenfurche an. Hier

sei die embryonale Grenze zwischen Oberkieferfortsatz und Stirnfortsatz erkennbar geblieben. Das linke Nasenloch ist abnorm weit, weil der mediane Stirnfortsatz mangelhaft entwickelt und nur durch eine dünne Oberlippenbrücke von der Mundöffnung getrennt sei. Da die Gaumenplatten nicht zur Vereinigung kamen, zeigt der Gaumen eine weit klaffende Gaumenspalte (Wolfsrachen), in deren Grund der untere Rand des frei endigenden Nasenseptums sichtbar ist.

Zum Schlusse will ich versuchen, die Ätiologie einiger Ent-

Fig. 40.



Kopf eines mehrere Wochen alten Kindes mit Gaumenspalte. Nach O. Schultze.

stellungen des Gesichtes von einem andern Gesichtspunkte zu beleuchten, freilich mit großem Vorbehalt, weil ich nur Vermutungen aussprechen kann. Im Gegensatze zu den älteren Autoren glaube ich die Mißbildungen nicht lediglich als Entwicklungshemmungen auf einer früheren embryonalen Stufe deuten zu sollen, sondern betrachte hauptsächlich abnormes Wachstum epithelialer oder mesodermaler Massen als Ursachen.

Sehr leicht kann z. B. eine Lippenspalte entstehen, wenn eine kleine Stelle des Nasenlippenfeldes unter dem Nasenloch (Taf. I Fig. 3) in der Entwicklung zurückbleibt, während an allen Nachbarregionen mesodermales Wachstum stattfindet; dann wird eine mehr oder minder große Einkerbung resultieren, die mit einer embryonalen Spalte nichts zu tun hat.

Genau so ließe sich der Unterlippenspalt erklären; denn wenn bei winzigen Embryonen die mediane Kerbe zwischen den Unterlippenwülsten (Taf. I Fig. 2, 3, 4) träger wächst, muß sie sich beim fertigen Individuum, wo die Nachbarteile normal weiter gediehen sind, als klaffender Spalt bemerkbar machen in um so höherem Grade, je früher die Störung eintrat.

Die Entstehung der Hasenscharte und Kieferspalte denke ich mir durch regelwidrige Dauer und abnormes Wachstum der Epithellamelle veranlaßt, welche die jüngsten Nasenschläuche an das Ectoderm das Nasenlippenfeldes bindet und, wie Fig. 14 (Taf. I) zeigt, vom äußeren Nasenloch bis zur Stelle der Choane reicht. Dieselbe wird im normalen Falle durchbrochen (Fig. 15, 16, Taf. I) und hierauf durch starkes Wachstum der Gewebe um die Resorptionszone die Entfernung des äußeren Nasenloches von der primären Choane bedeutend gesteigert, so daß Raum (*t*) für die Entfaltung der Mesodermmassen und die späteren Verknöcherungsprozesse geschaffen wird. Wenn man annimmt, daß die Epithellamelle aus irgendwelchem Grunde nicht unterbrochen wird, vielmehr an dem starken Wachstum ihrer Kopfzone teilnimmt, so muß eine längere Epithelmauer resultieren, welche zwischen den immer mehr auseinanderweichenden äußeren und inneren Öffnungen der Nasenschläuche sowie dem Nasenboden und dem Epithel der Lippen (bzw. des Munddaches vor dem Oralrande der Choane) eingespannt ist. Dieselbe hindert natürlich das Eindringen von Mesodermmassen, infolgedessen kann hier kein Verknöcherungsprozeß stattfinden. Ein solches anormales Epithelseptum ist die embryonale Vorbedingung für die Bildung einer Öffnung oder eines Spaltes; denn das in der Epithelmauer potentiell anzunehmende Lumen kann reell werden, wenn die Schichten auseinanderweichen. Dann muß eine Lippenkieferspalte entstehen, welche vom äußeren Nasenloch bis zum Foramen incisivum reicht.

Es wäre denkbar, daß die Lippenspalte durch einen ähnlichen Vorgang entstünde, wenn nämlich die Epithelmauer zwar durchreißt, aber nahe dem Nasenloch bestehen bleibt und etwas wuchert, während hinter der gestörten Stelle der Boden des Nasenschlauches vom Ectoderm des Munddaches getrennt ist, das Mesoderm dort eindringt und eine Verknöcherung erfolgt. Die in Fig. 40 dargestellte Narbe unter dem rechten Nasenloche könnte ebenfalls durch einen vorderen Rest der Epithelmauer veranlaßt sein, welcher weniger stark wächst und darum keine wirkliche Spaltung herbeiführt.

Auch die quere Gesichtsspalte, die vom Mundwinkel bis zum Auge zieht, wäre nach unsern Modellen nicht unerklärlich. Wenn man bei Modell 1 sieht, wie nahe die Augenanlage zwischen Lippenwangenbuckel und Nasenhaube liegt, so kann man sich leicht denken, daß eine Hemmung im Wachstum der Furchenstelle, die als Ausbuckelungsfurche sich präsentiert, bzw. eine Wucherung des dort ziehenden Epithels eine Spalte verursacht.

Der Wolfsrachen hat eine andre Ätiologie als die Lippen- und Kieferspalte. Er scheint mir eine Hemmungsbildung zu sein dadurch, daß die regelmäßige Metamorphose der Mundhöhle zwar eintritt, aber die Verschmelzung der Gaumenbrücken unterbleibt, während das Wachstum der übrigen Teile des Kopfes ungehindert fortschreitet.

Ich maße mir nicht an, durch meine Andeutungen die Frage gelöst zu haben; ich wollte bloß zeigen, daß man nicht gezwungen ist, die Genese der Mißbildungen in der schulmäßigen Weise zu erklären.

Zusammenfassung.

1. Die sog. Gesichtsfortsätze (Stirnnasen-, Oberkiefer-, Unterkieferfortsätze) d. h. ursprünglich durch Spalten getrennte und später verwachsende, bzw. epithelial verlötende Vorsprünge sind bei Katzenembryonen nicht nachzuweisen.

2. Die von allem Anfange an mit einer einheitlichen Ectodermhülle überzogene Kopfanlage bei Embryonen von 2 mm Kopflänge zeigt nur winzig kleine Reliefbesonderheiten der künftigen Gesichtsfläche (Lippenwangen- und Unterlippenwülste), welche in den folgenden Stadien abflachen, aber nicht verwachsen, daher den Namen »Gesichtsfortsätze« nicht verdienen.

3. Auch die Nasensäcke entstehen nicht durch Verwachsung ursprünglich getrennter Nasenfortsätze, sondern aus den Riechfeldern durch aktive Umbildung derselben. Der Rand jedes Riechfeldes ist die Anlage des Nasenlochrandes.

4. Die primitiven Nasenblindsäcke bleiben nach ihrer Entstehung eine Zeitlang mit dem Ectoderm mittels einer Epithelleiste verbunden.

5. An der Epithelleiste differenzieren sich zwei Zonen. Der vordere Teil wird durchbrochen, so daß der Nasenschlauch bald vom Ectoderm abgetrennt ist. In der hinteren Zone verbreitert sich die Leiste zwischen jedem Nasenblindsacke und dem Mundepithel zur Membrana nasobuccalis, dem temporären Choanenverschlusse.

6. Hasenscharte und Lippenspalte sind wahrscheinlich durch regelwidriges Wachstum der Epithelleiste veranlaßt, deren potentielles Lumen reell wird.

7. Die sog. Gaumenfortsätze sind keine wirklichen Fortsätze, sondern Biegungskanten, welche durch Gliederung der larvalen Mundhöhle im Mittelraum (= Gaumenrinne) und seitliche Kaumschen erzwungen werden.

8. Die Biegungskanten (Grenzleisten) richten sich weder auf, noch verwachsen sie. Vielmehr verstreichen sie mit der allgemeinen Umformung der Mundhöhle, bzw. Mundwand. Aus den lateralen Flächen der Gaumenrinne wachsen die Gaumenbrücken hervor, verschmelzen und trennen den Ductus nasopharyngeus ab.

9. Wenn diese Metamorphose der Mundhöhle nicht vollendet wird, entsteht der Wolfsrachen.

Literaturverzeichnis.

1. Ahlfeld, F. Mißbildungen des Menschen. Leipzig 1880 82.
2. Aulmann, G. Mundrachenwand der Vögel und Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XXXIX. 1909. S. 34.
3. von Baer, K. E. Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg. I. Teil 1828. S. 78, 87, 106, 122, 134. II. Teil 1837. S. 117, 123.
4. Blendinger, W. Das Cribrum der Säugetiere. Morphol. Jahrb. Bd. XXXII. 1904. S. 452.
5. Dursy, E. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen 1869. S. 126—133, 139, 140, 142—149, 151, 152, 154, 155, 169.
6. Ecker, A. Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859. Taf. XXVI, XXVII, XXIX.
7. Fick, R. Bemerkungen zur Wolfsrachenbildung. Archiv f. klin. Chirurgie. Bd. LXVIII. 1902. S. 299.
8. His, W. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1885.

8a. —— Die Entwicklung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1892. S. 384—424.

8b. —— Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Abhandl. sächs. Ges. Wiss. Math. phys. Kl. Bd. XXVII. 1902. S. 349—390.

9. Hochstetter, F. Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. anat. Ges. 1891. S. 145—151.

9a. —— Über die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Verh. anat. Ges. 1892. S. 181—183.

10. Jacobfeuerborn, H. Die intrauterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der inneren Organe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI. S. 382—420.
11. Keibel, Fr. Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes (Oberlippe) bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII. 1893. S. 473—487.
12. Kitt, Th. Lehrbuch der pathologischen Anatomie für Tierärzte. Stuttgart. W. Enke 1905. S. 81—83.
13. Kölliker, A. Über die Entwicklung des Geruchsorganes beim Menschen und beim Hühnchen. Würzburg. med. Zeitschr. Bd. I. 1860. S. 425—435.
14. Kölliker, Th. Über das Os intermaxillare des Menschen und die Anatomie der Hasenscharte. Nova Acta Acad. Leop. Carol.. Halle 1882.
15. Kollmann, J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. I. Os intermaxillare und Nase. Zeitschr. f. Biologie. Bd. IV. 1868. S. 260—278.
16. Meckel, J. F. Beiträge zur Geschichte des menschlichen Fötus in Beiträgen zur vergleichenden Anatomie. Heft 1. 1808. S. 72—74, 80.
16a. —— Handbuch der pathologischen Anatomie. Bd. I. 1812. S. 521—548, spez. S. 522, 524, 526.
17. Nussbaum, J. Zur Entwicklungsgeschichte des Gaumens, der Stensonschen und Jacobsonschen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde. Anz. Akad. d. Wiss. Krakau 1896. S. 148—153.
18. Peter, K. Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Menschen und Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XX. 1902. S. 545—552.
18a. —— Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonschen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase und des Gaumens. In O. Hertwig, Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre. Bd. II. 2. Teil. Jena 1906. S. 1—82.
19. Pölzl, A. Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gaumens. Anat. Hefte. Bd. XXVII. 1905. S. 243 (bes. 267—270).
20. Rabl, C. Die Entwicklung des Gesichtes. Heft 1. Tafeln zur Entwicklungsgeschichte der äußeren Körperform der Wirbeltiere. Leipzig 1902.
21. Rathke, H. Über die Bildung und Entwicklung des Oberkiefers und der Geruchswerkzeuge der Säugetiere. Abhandl. zur Bild. u. Entwicklungsgesch. der Menschen u. Tiere. Bd. I. 1832. S. 95—114.
21a. —— Über das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschl. Embryonen. Isis 1828. S. 108 u. 109.
22. Schorr, G. Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. XXXVI. 1908.
22a. —— Über Wolfsrachen vom Standpunkte der Embryologie u. pathol. Anatomie. Virchows Archiv. Bd. XCVII. 1909. S. 16—39.
23. Schultze, O. Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig. W. Engelmann 1897.
24. Seydel, O. Über die Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morph. d. peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Denkschr. d. med. naturw. Gesellsch. Jena. Bd. VI. 1899. S. 445—532.

25. Tiemann, H. Über die Bildung der primitiven Choane bei Säugetieren. Verh. phys. med. Gesellsch. Würzburg. Bd. XXX. 1896/97. S. 105—123.
26. Warnekros. Gaumenspalten. 2. Aufl. Berlin 1909. Entstehung der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Korrespondenzbl. f. Zahnärzte. XXVIII. Bd. 1899. Ergh. 4.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

Au Aulax der Muschelregion.
b Brustregion.
C Hornhaut.
Cg Choanengang.
ch Choane.
ct Paukenhöhle.
cw Choanalwand.
D Blindende des Cribrums.
dn Ductus nasopharyngeus.
fg Furche der Gaumenleiste.
fw Furche der Gaumenwülste.
gl Gaumenleiste.
gn Gaumennaht.
gr Gaumenrinne oder Mittelraum.
gs Gesimsgrad des Sacters.
gw Gaumenwülste.
h Hypophyse.
hc Anlage des hinteren Teiles vom Cribrum.
i Jacobsonsches Organ.
ic Interchoanalstreif der Gaumenrinne.
k Kehlkopf.
kb Boden der Kaunische.
kn Kaunische.
kd Dach der Kaunischen.
l äußeres Nasenloch.
lg Linsengrube.
li Lippenwinkel.
lw Lippenwangenwulst.
M Muschelregion des Nasenschlauches.
md Munddach.
mg Mundgrube.
mr Mittelraum.
Mtc Metacribrum.
N Nasenschlauch.
nb Membrana nasobuccalis.
nlf Nasenlippenfeld.
nh Nasenhaube.
ol Oberlippe.
Pc Procribrum.
pch Parachoanalwand.
rf Riechfeld.
s Epithellamelle zwischen Nasenschlauch und Ectoderm.
Sm Sinus maxillaris.
st Stensonscher Gang.
t Lücke an den Nasenmodellen, welche vom Mesoderm ausgefüllt ist.
ul Unterlippe.
vd Vorderdarm.
w Wange.
Z Zunge.
zf Zungenfurche.
zl Zahnleiste.

Die zu dieser Abhandlung gehörigen Tafeln finden sich im »Morpholog. Jahrb.« Bd. XLI, Heft 4. 1910.

LEBENSLAUF.

Am 6. August 1881 wurde ich Ernst Heinrich Pohlmann als Sohn des Landwirtes Pohlmann zu Gehlenbeck, Kreis Lübbecke (Westfalen) geboren. Bis zur Konfirmation besuchte ich die dortige Ortsschule. Johannis 1896 wurde ich in die Quarta des Realgymnasiums zu Osnabrück aufgenommen, das ich Ostern 1901 mit Primareife verließ. Ich verblieb dann eine Zeitlang im Elternhause, besuchte darauf das Kordjiensche Institut zu Hannover und genügte meiner Militärpflicht beim Husaren-Regiment 16 zu Schleswig. Vom Januar bis Ostern 1904 arbeitete ich praktisch bei dem Privatdozenten für Zahnheilkunde Herrn Dr. med. Hentze, Kiel. Im Sommersemester 1904 studierte ich in Kiel Zahnheilkunde. Vom August 1904 bis Ostern 1905 arbeitete ich wiederum privatim bei Herrn Dr. Hentze. Ich studierte darauf 1 Semester in Berlin und 3 Semester in Greifswald, wo ich am 26. November 1906 die zahnärztliche Prüfung bestand. Von Ostern 1907 praktizierte ich in Saalfeld. Im Mai 1908 begann ich mein philosophisches Studium an der Königl. Bayer. Friedrich Alexanders-Universität zu Erlangen, wo mir Herr Professor Dr. A. Fleischmann einen Platz zum wissenschaftlichen Arbeiten in dem Zoologischen Institute gewährte. Unter seiner Leitung habe ich die vorliegende Dissertation ausgeführt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.